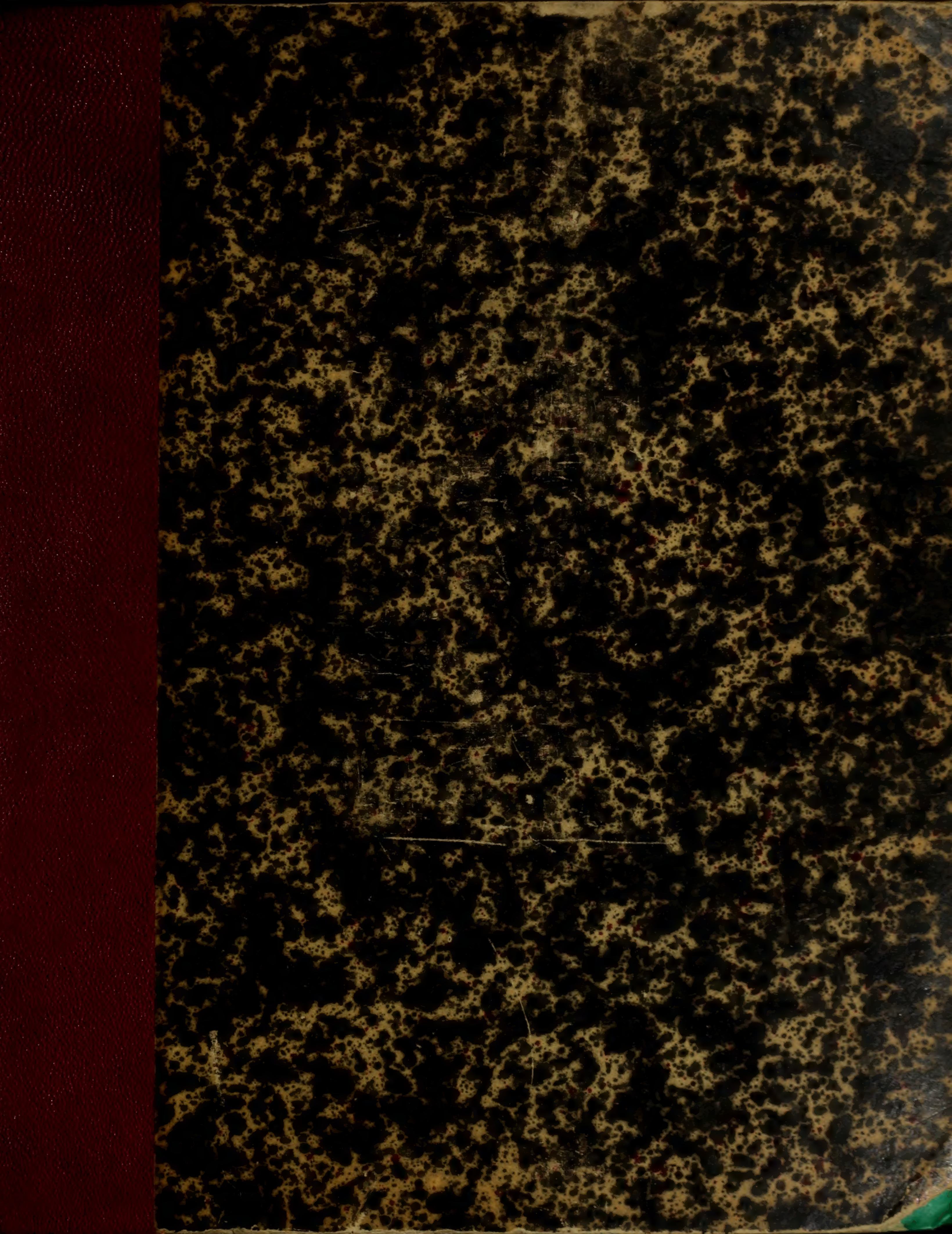






ÉTUDES SUR L'EMBRYOLOGIE
DES CHÉIROPTÈRES

PREMIÈRE PARTIE

AUTRES TRAVAUX D'EMBRYOLOGIE

Du professeur MATHIAS DUVAL

Le Placenta des rongeurs, un volume de 640 pages avec 106 figures dans le texte et un atlas de 22 planches. Paris, 1892, F. Alcan.

Le Placenta des carnassiers, un volume de 400 pages avec 46 figures dans le texte et un atlas de 13 planches. Paris, 1895, F. Alcan.

Sur quelques papilles vasculaires (développement de la substance médullaire des poils). (*Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, janvier 1873.)

Recherches sur le sinus rhomboïdal, sur son développement et sur la névroglie périépendymaire, avec 6 planches (*Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, janvier 1877).

Mémoire sur la spermatogénèse (*Revue des Sciences naturelles*, Montpellier, 1878, 1879, 1880).

Sur la ligne primitive de l'embryon du poulet, avec 6 planches (*Annales des Sciences naturelles*, 1880, t. VII).

Études sur l'origine de l'allantoïde, avec 2 planches (*Revue des Sciences naturelles*, Montpellier, 1877).

Sur le développement de l'appareil génito-urinaire de la grenouille : le rein précurseur, avec 2 planches (*Revue des Sciences naturelles*, Montpellier, 1882).

Études histologiques et morphologiques sur les annexes des embryons d'oiseaux, avec 4 planches (*Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, 1884).

Sur un organe placentoïde chez le poulet (*Acad. des Sc.*, 18 février 1884).

Sur la formation du blastoderme dans l'œuf d'oiseau, avec 5 planches (*Annales des Sciences naturelles*, 1882).

La corne d'Ammon, morphologie et embryologie, avec 4 planches (*Archives de névrologie*, 1881).

La signification morphologique de la ligne primitive (*L'Homme, Journal des sciences anthropologiques*, 1884).

Le développement de l'œil (*Bulletin de la Société d'Anthropologie*, 1883).

Atlas d'embryologie, avec 40 planches, Paris, 1889.

Les monstres par défaut et les monstres par excès de fécondation (*Annales de Gynécologie et d'Obstétrique*, février 1895).

Pathologie générale de l'Embryon (tératologie générale), in *Traité de Pathologie générale* publié par Ch. Bouchard, t. I (1895), p. 159-247.

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

ÉTUDES SUR L'EMBRYOLOGIE

DES

CHÉIROPTÈRES

PAR

MATHIAS DUVAL

Professeur d'histologie à la Faculté de médecine de Paris,
Membre de l'Académie de médecine.

(Extrait du *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie.*)

PREMIÈRE PARTIE

L'Ovule, la Gastrula, le Blastoderme, et l'origine des Annexes chez le Murin.

Avec XXIX figures dans le texte
et V planches hors texte en taille-douce

PARIS

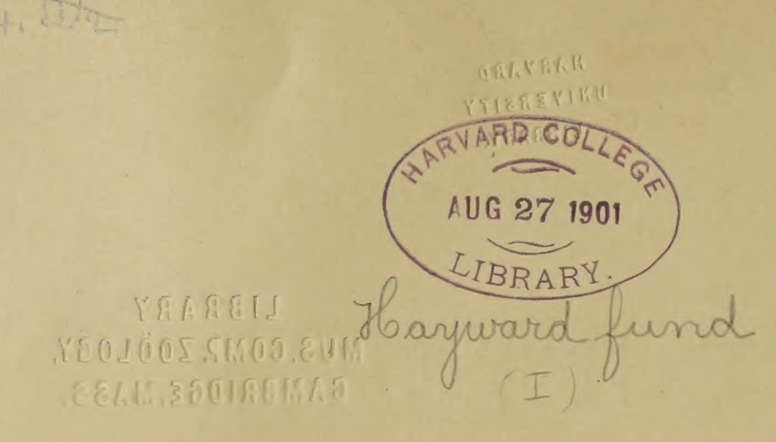
ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET Cie

FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

—

1899


HARVARD COLLEGE
AUG 27 1901
LIBRARY.
Hayward fund
(I)

ÉTUDES

SUR

L'EMBRYOLOGIE DES CHÉIROPTÈRES

INTRODUCTION

Origine et objet de ce travail. — Nous avons entrepris les présentes recherches tout d'abord dans le but d'étudier uniquement le placenta des Chéiroptères; mais nous nous sommes trouvé en présence de faits si intéressants, et nous avons pu disposer de matériaux relativement si abondants, que nous avons dû élargir singulièrement le champ de nos études, de manière à présenter aujourd'hui leur résultat non seulement au point de vue du placenta et des annexes embryonnaires (amnios, vésicule ombilicale, allantoïde), mais encore au point de vue de la segmentation de l'œuf, de la formation des feuillets, et du développement du corps de l'embryon et de quelques-uns de ses organes.

Étudier le placenta des Chéiroptères était pour nous chose toute indiquée après nos recherches sur le placenta des Rongeurs et des Carnassiers. En effet, ces études sur la placentation de divers mammifères sont entreprises pour aboutir, comme terme final, à l'interprétation du placenta de la femme, et, si précieuses que soient les données comparatives fournies par les Carnassiers, et surtout par les Rongeurs qui ont un placenta discoïde, plus significatives encore doivent être celles fournies par les mammifères moins éloignés de l'espèce humaine. Nous n'entrevoyons guère la possibilité, pour nous, de disposer de femelles de singes à des stades de la gestation assez nombreux et assez variés pour entreprendre une étude com-

plète du développement de leur placenta [1]. C'est pourquoi il était indiqué de faire des recherches chez les chauves-souris. Ces animaux en effet ont, à bien des égards, des analogies avec les lémures, et Linné en faisait une des grandes divisions génériques de ses primates, renfermant aussi l'homme et les singes. Si Cuvier les associait aux Carnassiers, il a paru préférable aujourd'hui aux zoologistes de regarder les Chéiroptères comme un groupe à part, et d'en faire un ordre spécial, placé, dans les classifications actuelles, entre celui des insectivores et celui des primates. Leurs mamelles, au nombre de deux seulement, sont pectorales, comme celles des singes, et leur pénis est libre, ce qui les rapproche aussi des quadrumanes. C'est donc particulièrement par leur appareil de la reproduction que les Chéiroptères ressemblent aux mammifères les plus élevés; et en effet les femelles ont l'utérus simple (mais bicorne); elles sont en général unipares, et dans certaines espèces on aurait constaté la présence d'un flux menstruel. Le placenta est discoïde.

Du reste, dès mes premières recherches sur le placenta des Rongeurs, j'avais été pour ainsi dire invité par les circonstances à entreprendre l'étude du placenta des Chéiroptères. Ces circonstances ont été indiquées avec détail dans les pages d'introduction du mémoire sur le *Placenta des Rongeurs* (p. 8 et suiv.); nous les rappellerons rapidement ici. Un mémoire de Frommel (*Ueber die Entwickelung der Placenta von Myotus Murinus*; Wiesbaden, 1883), paru au moment même de mes premières communications, à la

1. On ne peut interpréter sérieusement la constitution d'un placenta qu'à la condition de suivre, sans lacune, toutes les phases de son développement. Notre conviction est si profonde à cet égard, que nous n'avons jamais recherché à nous procurer quelque pièce rare d'un mammifère exotique en gestation. Que nous dirait une pièce unique, pour laquelle nous n'aurions pas l'espoir de pouvoir étudier les stades qui précèdent et qui suivent celui qu'elle représente? Elle soulèverait des problèmes, que nous serions tenté de résoudre par des hypothèses; et nous savons combien ont été heureuses les hypothèses faites à propos de la constitution du placenta. Avant d'avoir recours à ces pièces rares et uniques, il faut épuiser la série des mammifères dont nous pouvons recueillir en abondance les pièces sériées. A cet égard les sages paroles de Daubenton sont à reproduire ici : « Nous ne pouvons, dit-il, faire que des observations imparfaites sur les productions de la nature que l'on arrache de leur pays natal pour nous les apporter; au contraire, celles qui naissent sous nos yeux nous donnent le temps, la commodité et le grand avantage de les voir en différents états et sous toutes les faces qui peuvent réfléchir quelques lumières ; ce n'est donc qu'après avoir assez vu et bien connu les productions de notre pays que nous devons chercher à connaître celles des pays étrangers, qui ne nous sont indiquées que par des relations fautives, ou ne nous parviennent que défigurées. » Daubenton, *Mémoire sur les chauves-souris* (Mémoires de l'Acad. roy. des sciences, année 1759, p. 374).

Société de Biologie, sur le placenta du lapin, m'avait amené à penser que, quoique cet auteur fût arrivé à des conclusions différentes de celles que j'avais formulées pour les Rongeurs, l'examen de ses belles planches m'autorisait à conclure que le processus formatif du placenta serait très analogue ou même exactement semblable chez la chauve-souris et chez le lapin. Je communiquai cette remarque à la Société de Biologie (6 octobre 1888), et la publication de cette note amena aussitôt, à la même société (3 nov. 1888), la communication d'une lettre dans laquelle le professeur Van Beneden déclarait qu'il venait de vérifier, sur le Murin, ma conclusion antérieure, c'est à-dire une parfaite analogie avec ce que j'avais conclu de mes recherches sur le lapin et le cochon d'Inde. Nous aurons, au cours du présent travail, à exposer et discuter avec soin les descriptions de Frommel et celles de Van Beneden. Je n'ai rappelé ici ces faits que pour montrer comment j'étais réellement tenu d'étendre mes recherches des Rongeurs aux Chéiroptères. Mais j'ai dû d'abord étudier le placenta des Carnassiers, étant arrivé à réunir sur ce sujet les séries de pièces nécessaires, alors que je ne possédais encore aucun utérus de chauve-souris en gestation.

On peut, en effet, pour le lapin, le rat, la souris, le cochon d'Inde, comme pour le chien et le chat, se procurer des femelles gravides à toutes les époques de l'année. Pour la chauve-souris, comme pour la taupe, il n'est, dans toute l'année, qu'une courte période qui fournisse des femelles pleines; avant et après cette période, toutes les récoltes des animaux ne donnent aucune pièce utile à l'embryologiste. Nous allons, dans un instant, faire l'histoire de la période génitale des Chéiroptères indigènes; mais disons tout de suite quelles conditions ont retardé nos récoltes.

Déjà, en 1882, étudiant certaines parties de l'encéphale [1], j'avais dû me procurer des chauves-souris. J'en avais reçu un envoi composé de six sujets; chose singulière, ces six sujets étaient six femelles (nous verrons plus loin que les femelles pleines paraissent se réunir par groupes, dans leurs retraites diurnes, isolées des mâles), qui toutes avaient mis bas, pendant le trajet, dans la cage où elles étaient expédiées. Or cet envoi m'avait été fait dans la première moitié du mois de juin. Le souvenir de ce fait m'engageait donc à faire faire mes récoltes en mai. D'autre part, je trouvais, dans un mémoire de

1. Mathias Duval, *la Corne d'Ammon; morphologie et embryologie* (Arch. de neurologie, 1881-1882, nos 6 et 7).

Van Beneden, auquel nous ferons plus loin bien des emprunts [1], la mention suivante : « En avril et en mai presque toutes les femelles sont pleines, et il est rare d'en ouvrir une qui n'ait pas d'embryon ». Je pris donc des mesures pour me faire expédier en avril et mai 1892 des chauves-souris, recueillies par le gardien d'une grotte, dans le midi de la France. Notons ce détail, qu'il s'agit du midi de la France, que le printemps de 1892 fut particulièrement précoce et chaud, et que, malheureusement, par suite de malentendus, le premier envoi ne fut fait que le 1er mai. Il ne contenait que des mâles. Un second envoi, fait le 15 mai, contenait de nombreuses femelles, la plupart en gestation très avancée (utérus presque du volume d'une cerise), quelques-unes seulement avec un utérus peu renflé et ovoïde, c'est-à-dire en apparence dans les premiers stades de la gestation. Or l'étude de ces dernières pièces montra, à ma grande déception, que ces utérus étaient déjà débarrassés du produit de la gestation, qu'ils se trouvaient en état de régression, après parturition. Et en effet l'envoi qui suivit donna des femelles à terme et quelques femelles en lactation. J'arrêtai ces envois; c'était une année perdue; il fallait attendre jusqu'au printemps suivant. Je donne tous ces détails afin de bien marquer, comme il a été dit à propos de la chienne et de la chatte, mais pour d'autres raisons, que dans les études de ce genre, le plus difficile, le plus important, et par suite ce qui doit être l'objet de tous nos efforts, c'est de se procurer la série des pièces d'étude.

Pour le printemps de 1893 je pris bien à l'avance mes précautions; auprès de toutes les personnes avec qui je suis en relation, je m'informai de l'existence possible de retraites de chauves-souris dans leur voisinage. Environ vingt personnes me promirent des envois; sur ces vingt personnes, sept seulement purent réaliser leurs promesses, les autres s'étant fait illusion sur la présence d'abondants Chéiroptères dans leurs régions ou sur la facilité de les capturer. Mais de ces sept sources, quelques-unes donnèrent avec une abondance particulière. Je fis commencer les envois dès le 11 mars. Je ne commençai à trouver des utérus gravides que le 4 avril; et le 25 mai il ne m'arriva plus que des femelles en lactation, avec utérus en régression. C'est donc, en prenant une large

1. Van Beneden et Ch. Julin, *Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les Chéiroptères.* (Arch. de biologie, 1880, t. I. Voir p. 561.)

limite, du 1er avril au 31 mai, qu'il faut faire les récoltes nécessaires pour l'embryologie des Chéiroptères.

Mes principaux lieux de récolte, que j'aurai soin d'indiquer ci-après à propos de chaque observation (cette indication peut être utile parce que ces lieux sont de climats très différents), ont été : une localité de la Touraine où sont de grandes et profondes carrières abandonnées (Saint-Paterne en Indre-et-Loire); une grande carrière près d'Avignon; une caverne près de l'antique ville des Baux (près Arles, Bouches-du-Rhône); les vieilles tours des remparts d'Aigues-Mortes; et enfin les cavernes voisines de Banyuls.

Or, malgré des envois multipliés, provenant de localités si diverses, je n'ai pu encore réunir des séries de pièces absolument sans lacunes. J'ai reçu des Murins, des Rhinolophes et des Pipistrelles [1]. Pour le Murin, qui, dans toutes les localités, a donné le plus grand nombre de sujets, j'ai eu en abondance tous les stades nécessaires pour l'étude des annexes de l'embryon et du placenta; mais, comme on le verra ci-après, il me faudra réunir de nouveaux matériaux pour compléter l'examen de la segmentation et de la formation du blastoderme. Le Rhinolophe m'a donné à peu près tout ce qui est nécessaire pour le placenta, mais rien ou presque rien pour les premiers développements de l'œuf. Quant à la Pipistrelle, je n'en possède que quelques stades séparés par de grandes lacunes. Cette insuffisance de pièces s'explique par les faits et considérations suivantes : les envois ont presque toujours été singulièrement homogènes, non mélangés; c'est-à-dire que chacun ne renfermait qu'une espèce, le plus souvent qu'un sexe, et que

1. J'avais pensé d'abord que tous les chéiroptères indigènes avaient un placenta semblable et évoluant exactement de même, de sorte que je ne pensais pas tout d'abord à déterminer les espèces reçues. Mais ayant constaté des différences dans la forme des utérus en vacuité, et dans celle du renflement de gestation, j'ai vu que cette détermination est nécessaire, et qu'elle est importante même au point de vue de l'étude du Placenta.

La classification des Chéiroptères a été l'objet d'une importante étude de la part de Dobson (*Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum*, 1878), dont A. Robin a traduit en partie l'ouvrage (Annales des Sc. Nat., 6e série, t. IX; — voir aussi : A Robin, *Recherches anatomiques sur les Mammifères de l'ordre des Chiroptères*, Paris, 1881). — N'ayant affaire qu'aux Chéiroptères indigènes, je me suis borné à suivre la classification et les caractères donnés par R. Martin et R. Rollinat (*Vertébrés sauvages du département de l'Indre*, Paris, 1894). Nous distinguerons donc seulement la famille des *Rhinolophides*, à laquelle appartient le genre *Rhinolophe*, dont nous avons étudié l'espèce dite *Rhinolophus ferrum equinum* (le grand fer à cheval); et la famille des *Vespertilionidés*, à laquelle appartiennent le genre *Vespérien* (nous avons étudié le Vesperien pipistrelle ou *Vesperugo pipistrellus*), et le genre *Vespertilion* (nous avons étudié le Vespertilion murin ou *Vespertilio murinus*).

toutes les femelles y étaient presque au même degré de gestation. C'est que sans doute les grappes de sujets qui se suspendent aux voûtes sont la réunion d'individus de même espèce, et que les sexes se séparent. La personne qui faisait la récolte, ayant reçu la recommandation de ne pas épuiser de suite la localité, se bornait chaque fois à une ou deux grappes voisines; et c'est ainsi qu'il m'est arrivé un jour trente sujets, tous mâles. Mais comme les envois étaient faits de huit en huit jours, il se trouvait que nous laissions passer, sans en avoir de représentants, le stade où auraient été les femelles le jour où la récolte n'avait consisté qu'en mâles; semblablement pour les espèces, qui, malgré des récoltes espacées de huit jours seulement, se trouvaient n'être représentées que dans des envois distants de deux semaines et plus. Il en est résulté que, pour les stades représentés dans la collection, j'ai disposé en surabondance de pièces toutes semblables; mais que les lacunes ont été absolues et que je n'ai souvent pas eu une seule et unique pièce intermédiaire. Je ne crois pas tous ces détails inutiles; de même qu'au début d'un travail original il faut donner les indications techniques qui permettront à chacun de répéter les préparations, de même, dans les études du genre des nôtres, il faut chercher à fixer les conditions de la récolte des matériaux. J'ai dû, cette année, me procurer en abondance des taupes en gestation; impossible de trouver dans aucun ouvrage des indications précises sur l'époque de l'accouplement de la taupe ; j'ai dû moi-même le déterminer, en me faisant faire des envois bien avant l'époque probable de cet accouplement, puis les faisant continuer pendant toute la durée de la gestation; aussi serai-je en état de préciser le court espace de temps pendant lequel, pour la taupe, on est sûr de trouver des femelles pleines.

Pour les chauves-souris, des indications de ce genre avaient déjà été données par divers auteurs ; elles se rapportent à une série de faits assez singuliers, que nous allons examiner sous le titre de *mœurs génitales des Chéiroptères.*

Mœurs génitales des Chéiroptères. — Jusque dans ces dernières années, les traités de zoologie ne donnaient que des indications vagues et même inexactes sur l'époque de l'accouplement et de la parturition chez les Chéiroptères. Buffon dit seulement : « On assure que les chauves-souris ne portent que deux petits; c'est en été

qu'elles s'accouplent ». (Buffon-Daubenton, t. VII.) Dans son édition de 1878, Claus (*Traité de zoologie*, trad. de Moquin-Tandon, p. 1081) dit de même : « La reproduction a lieu au printemps; après l'accouplement, les deux sexes se séparent, les mâles vivent isolés, les femelles se nourrissent plusieurs ensemble dans la même retraite. Elles mettent au monde un ou deux petits. » Semblablement A. F. Brehm (*Les Mammifères*, édit. fr. 1878) : « Quelques semaines après leur réveil, les Chéiroptères s'accouplent. Le mâle et la femelle se séparent bientôt après. La gestation ne dure que cinq ou six semaines, ainsi qu'on a pu s'en assurer sur des individus captifs. » (*Op. cit.*, p. 155.)

Ce n'est que depuis une époque assez récente que ces questions relatives aux mœurs génitales des Chéiroptères ont été l'objet d'observations exactes, et les études de Van Beneden à cet égard ont été le point de départ d'une série de recherches de contrôle, qui se sont poursuivies jusque dans ces dernières années. Il nous paraît intéressant de résumer ici l'histoire de cette question. Nous allons voir qu'il est démontré aujourd'hui que l'accouplement des chauves-souris a lieu avant l'hiver, au moins pour le plus grand nombre des espèces d'Europe, et que le développement de l'œuf ne commence qu'au printemps suivant, au réveil de l'animal.

D'après une indication bibliographique donnée par Fries (voir ci-après), mais dont nous n'avons pu vérifier les détails, n'ayant pu consulter le recueil indiqué, c'est Pagenstecher qui le premier, en 1859 [1], aurait constaté que, sur des chauves-souris examinées en janvier. c'est-à-dire en plein sommeil hivernal, on trouve l'utérus rempli de sperme. Mais c'est incontestablement à Van Beneden que revient le mérite d'avoir attiré l'attention sur ce sujet, et sur les questions que soulèvent les observations de ce genre, relativement à l'époque de l'accouplement et de la fécondation. Déjà en 1868, dans son Mémoire couronné par l'Académie de Belgique, et publié seulement en 1870 [2], il rapporte que, ayant eu occasion d'étudier un grand nombre de Chauves-Souris au mois de mars, c'est-à-dire à une époque où ces animaux sont encore plongés dans un sommeil léthargique, il a trouvé l'ovaire d'un *Vespertilio murinus* couvert

1. Pagenstecher, *Ueber die Begattung der Vesperugo Pipistrellus* (Verhandlg. d. naturhis. med. Vereins zu Heidelberg. Bd. I, n° 6, 1859, p. 194).
2. Ed. van Beneden, *Recherches sur la composition et la signification de l'œuf*, Bruxelles, 1870, p. 183.

de spermatozoïdes d'une agilité extrême; en même temps, vers le milieu du canal tubaire, il trouvait un œuf fécondé depuis peu de temps. « Ce fait, dit-il, me paraît présenter un intérêt particulier parce qu'il démontre que certaines espèces de Chauves-Souris peuvent s'accoupler peu de temps avant le printemps, et que c'est une erreur de croire que tous les Chéiroptères portent pendant l'hiver. »

Dans son mémoire sur la fécondation chez la lapine[1], Van Beneden parle incidemment d'observations faites sur quelques Chauves-Souris. Les femelles capturées en novembre ont présenté leurs organes génitaux remplis et gonflés de sperme, mais aucun ovule fécondé, ni dans les oviductes, ni dans la matrice; les femelles, capturées en mars, ont encore présenté la matrice et les oviductes distendus par des spermatozoïdes, doués de mouvements très vifs; mais de plus on trouvait, chez la plupart d'entre elles, un ovule fécondé dans les oviductes. De ces faits Van Beneden conclut que les chauves-souris s'accouplent avant de tomber dans le sommeil hivernal; que les spermatozoïdes restent vivants dans le corps de la femelle pendant une partie de l'hiver; que l'ovule arrive à maturité au début de la saison froide; qu'il est aussitôt fécondé; mais qu'il ne continue à se développer que lorsque les premières chaleurs du printemps commencent à ranimer les organes engourdis durant les froids de l'hiver. Il compare par suite ce fait à celui signalé par Bischoff chez le chevreuil, à savoir que, chez celui-ci, l'accouplement a lieu à la fin de juillet ou au commencement d'août, que les premiers phénomènes du développement (fractionnement) s'accomplissent aussitôt, mais pour s'arrêter de suite, et ne reprendre qu'en décembre[2].

Ces observations curieuses de Van Beneden attirèrent l'attention et suscitèrent des recherches de contrôle[3]. Dans une note parue

1. Ed. van Beneden, *La maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères d'après des recherches faites chez le lapin.* Communication préliminaire (Bulletin de l'Acad. roy. de Belgique, 2e série, t. XL, n° 12; 1875).

2. L. W. Bischoff, *Entwicklungsgeschichte des Rehes*, Giessen, 1854.

3. A cette époque j'aurais été dans de bonnes conditions pour étudier la question. En effet, pendant qu'on démolissait les vieux bâtiments de l'École pratique de la Faculté de médecine de Paris, il me fut apporté à diverses reprises (pendant les mois de décembre et de janvier) des chauves-souris trouvées par les ouvriers dans les fentes des vieux murs. Je m'occupais alors d'études sur le cerveau, et c'est à ce point de vue seulement que j'utilisai ces animaux. Cependant j'examinai l'appareil génital de quelques femelles, et je fus surpris de toujours trouver la corne utérine droite renflée, du volume presque d'un petit pois vert. Ayant incisé ce renflement, je vis s'écouler un liquide épais, qui, examiné au microscope, se montra composé de spermatozoïdes

en 1879 [1], Benecke rapporte avoir eu à sa disposition une centaine de *Vesperugo pipistrellus* et de *Plecotus auritus* pendant l'hiver et le début du printemps. Chez les femelles endormies du sommeil hivernal, dit-il, on trouve l'utérus énormément distendu par du sperme crémeux ; jamais trace de sperme dans les oviductes, quand on prépare ceux-ci avec soin, sans exercer aucune compression sur l'utérus. Tantôt sur l'un, tantôt sur les deux ovaires, on trouve un follicule ovarien, déjà très volumineux en décembre, et l'œuf qu'il renferme ne présente déjà plus de vésicule germinative reconnaissable. Cet ovule est placé dans un grand disque proligère étoilé. Cet état des organes génitaux demeure sans changement pendant toute la durée du sommeil hivernal. Dès que la température s'adoucit, l'ovaire se montre fortement injecté, le follicule se rompt, et l'ovule, entouré de son disque proligère, tombe dans le canal tubaire. En même temps la plus grande partie du sperme contenu dans l'utérus est évacuée par le vagin, et se retrouve sous la forme de croûtes desséchées sur les poils qui entourent l'orifice génital. L'utérus reprend alors sa forme et son volume normaux. Tant que l'utérus est gorgé de sperme, c'est en vain qu'on cherche un ovule dans le canal de la trompe. — Pendant que l'ovule chemine dans le canal tubaire, les cellules du disque proligère se désagrègent, de sorte qu'on trouve l'ovule isolé quand il est arrivé dans la partie inférieure de ce canal. En même temps que l'ovule a passé de l'ovaire dans la trompe, des spermatozoïdes paraissent pénétrer de leur côté dans ce canal, à travers la paroi très mince duquel on peut facilement les observer. Déjà avant la complète désagrégation des éléments du disque proligère, on peut trouver des spermatozoïdes traversant la zone pellucide de l'ovule. Pendant le début de son séjour dans la trompe, le vitellus se montre légèrement rétracté, et, comme l'a indiqué Van Beneden, on trouve toujours vers l'un de ses pôles deux corpuscules polaires, et dans son intérieur deux gros noyaux (connus aujourd'hui comme pronucléus mâle et pronucléus femelle), de dimension différente, contenant chacun un corps nucléolaire volumineux et fortement réfringent. Donc, conclut Benecke, les choses ne se passent pas chez les chauves-souris comme chez

doués de mouvements actifs. Mais je ne poussai pas plus loin la recherche. J'ai donc seulement constaté, et d'une manière incidente, que les femelles de chauves-souris ont, pendant l'hiver, la corne utérine droite gonflée de sperme.

1. B. Benecke, *Ueber Reifung und Befruchtung des Eies bei den Fledermaüsen* (Zoologische Anzeiger von J. Carus, t. II, 1879, p. 304).

le chevreuil, chez lequel, après la fécondation, il se produit un arrêt plus ou moins long dans le développement; la fécondation, chez les chauves-souris, s'opère seulement au réveil du sommeil hivernal, grâce au sperme emmagasiné dans l'utérus dès avant l'hiver, et, à partir de la fécondation, le développement se poursuit sans interruption. On peut, ajoute Benecke, en conservant dans un lieu chaud et en nourrissant convenablement des femelles, provoquer, déjà au cours de l'hiver, l'expulsion du sperme de l'utérus et hâter la maturation de l'ovule; cependant, sur le petit nombre d'individus ainsi traités, l'auteur n'est pas arrivé à provoquer la ponte ovarique.

Dans cette même année 1879 Fries [1] rapporte ses observations faites sur de très nombreuses espèces de chauves-souris, et formule les conclusions suivantes : 1° L'accouplement a lieu avant le sommeil hivernal. — 2° Le sperme est emmagasiné dans l'appareil génital femelle; il remplit l'utérus bicorne, qui se montre très gonflé, et dans les glandes duquel on peut trouver de nombreux spermatozoïdes; on en peut trouver aussi dans la trompe et dans le vagin; le vagin est alors dilaté par une masse gélatineuse entourant des spermatozoïdes [2]. — 3° L'ovulation et la fécondation n'ont lieu qu'au printemps, plus ou moins tôt selon les espèces. — 4° Les voies séminales du mâle sont remplies, en hiver et au printemps, de spermatozoïdes doués de mouvement. — 5° Les jeunes nés au début de l'été ne sont pas encore propres à la reproduction en automne.

Cette note de Fries est une communication préliminaire que cet auteur annonce devoir être suivie d'un mémoire plus explicite. Nous n'avons pas connaissance que celui-ci ait jamais paru. Seulement Fries a publié en 1880 [3] un travail dans lequel il revient sur sa 3e conclusion ci-dessus formulée. Il s'agit d'études sur la reproduction du Blaireau commun, chez lequel on observe quelque chose de semblable à ce que Bischoff a signalé pour le Chevreuil. L'époque du

1. S. Fries, *Ueber die Fortpflanzung der einheimischen Chiropteren* (Zoologischer Anzeiger von V. Carus, t. II, 1879, p. 355; voir aussi : Göttinger Nachrichten, 1879, n° 11).

2. D'après ce qu'il nous a été donné de voir, particulièrement chez le Rhinolophe, il s'agit ici d'un *bouchon vaginal* analogue à celui décrit par Lataste chez les Rongeurs (*Notes sur différentes espèces de Rongeurs*, Société Linnéenne de Bordeaux, vol. 40, 1887). — Voir, au sujet de ce bouchon chez les Chéiroptères, Carl Vogt (Assoc. fr. — Congrès d'Alger; 1881; p. 655).

3. S. Fries, *Ueber die Fortpflanzung von Meles taxus* (Zoologische Anzeiger von V. Carus, t. III, 1880, p. 486).

rut et de l'accouplement est en juillet et commencement d'août. L'œuf est fécondé, commence à se développer, puis s'arrête, pour reprendre plus tard, à une époque encore mal déterminée, mais telle que la parturition a lieu seulement au milieu de février et commencement de mars. Il peut donc, dit Fries (*op. cit.*, p. 491), se produire un arrêt dans le cycle des phénomènes de la génération, soit que, comme chez le chevreuil et le blaireau, la fécondation ait lieu à l'époque de l'accouplement, soit que, comme chez les Chéiroptères, l'accouplement ait lieu en automne, et que le sperme soit conservé dans l'utérus pendant tout l'hiver, l'ovulation se produisant, ainsi que la fécondation, seulement au réveil printanier.

Enfin Eimer avait communiqué, le 24 juin 1878, à la réunion des naturalistes à Tubingue (tome XXXV, p. 50 des Comptes rendus de cette Société), quelques observations sur le même sujet; cette note étant passée inaperçue, Eimer, à la suite des publications précédentes, l'a reproduite, en 1879, dans le même recueil où venaient d'être publiées les observations de Benecke et de Fries [1]. Il rapporte que, pendant l'hiver, chez des femelles hivernantes de *Vesperugo noctula* et de *Vesperugo pipistrellus*, il a trouvé l'utérus rempli de sperme; il conserva de ces animaux pendant tout l'hiver, en en examinant quelques-uns de temps à autre, et trouva toujours les organes génitaux dans le même état jusqu'au printemps. Jamais, avant le printemps, il n'a trouvé trace de fécondation. D'où cette conclusion que les chauves-souris s'accouplent avant l'hiver, que la femelle conserve le sperme pendant le sommeil hivernal, et que la fécondation a lieu seulement à l'époque du réveil.

Il y avait donc dès lors accord complet de tous les observateurs sur un point : l'accouplement des chauves-souris a lieu avant l'hiver, et c'est seulement au printemps que commence le développement de l'embryon. Mais il y avait désaccord relativement à l'époque où se fait la fécondation qui détermine ce développement. Pour Van Beneden l'ovulation et la fécondation ont lieu au début de la saison froide, mais l'œuf s'arrête dans son développement pour ne le poursuivre qu'au printemps. Pour tous les autres auteurs l'ovulation n'a lieu qu'au printemps, et le sperme, conservé tout l'hiver dans l'utérus, opère alors seulement la fécondation. Nous avons vu que Fries, dans son étude sur le blaireau, prenant la question à un

1. Eimer, *Ueber die Fortpflanzung der Fledermäuse* (Zoologischer Anzeiger von V. Carus, t. II, 1879, p. 425).

point de vue général, a montré que, selon les espèces d'animaux hivernants, l'un ou l'autre de ces modes de poses peuvent se produire dans le cycle génital.

Le problème étant ainsi posé, il nous semble qu'il est permis de se livrer à une considération *a priori* qui n'est pas sans importance. Si la fécondation avait lieu au début de la saison froide, il n'y aurait pas de raison pour que le sperme soit conservé tout l'hiver dans l'utérus; or toutes les observations sont unanimes à cet égard : on trouve toujours sur la femelle hivernante l'utérus énormément distendu par le sperme, et, au début du printemps, on trouve les spermatozoïdes, doués de mouvements très vifs, au niveau de l'ovaire. Mais les hypothèses doivent céder le pas à de nouvelles observations, et celles-ci nous les devons encore à Van Beneden. Dans une série de recherches communiquées d'abord à l'Académie de Belgique, puis publiées dans les *Archives de biologie* [1], Van Beneden déclare n'avoir pu découvrir aucun ovule, ni dans les oviductes, ni dans la matrice, en novembre. Donc un premier point est acquis : l'ovulation n'a pas lieu au début de l'hiver; elle ne suit pas l'accouplement; le sperme est conservé dans l'utérus pour agir plus tard. Mais quand agit-il? Déjà en décembre, puis en janvier et février, mais surtout en mars, Van Beneden et Julin ont trouvé, chez diverses espèces, des ovules dans l'oviducte; mais ce n'est qu'à la fin de mars et en avril qu'ils ont vu ces ovules en segmentation, d'où ils concluent que l'ovulation peut se faire pendant l'hiver, que l'œuf est aussitôt fécondé, et que, frappé alors d'un arrêt de développement, il ne recommence qu'au printemps à entrer en segmentation. Mais dans l'immense majorité des cas c'est en avril qu'ont lieu ovulation et fécondation. Quant aux cas exceptionnels, qui amènent à admettre la possibilité de l'ovulation et de la fécondation pendant les mois d'hiver, Van Beneden lui-même en restreint singulièrement la signification, par les remarques suivantes : « Nos chauves-souris nous arrivent de Maerstricht; elles ne peuvent être examinées que le lendemain du jour où elles ont été recueilles; il nous est arrivé souvent de les laisser plusieurs jours avant de les sacrifier. Dans ces conditions, soumises pendant un

1. E. van Beneden et Ch. Julin, *Recherches sur la structure de l'ovaire, l'ovulation, etc., chez les Chéiroptères* (Bull. Acad. roy. de Belgique, 2e série, t. XLIX, n° 6, 1880).

E. van Beneden et Ch. Julin, *Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les Chéiroptères* (Archives de Biologie, 1880, t. I, p. 551).

temps plus ou moins prolongé à la température des appartements, elles se réveillent si bien que, si l'on n'y prend garde, elles s'échappent et peuvent alors voler pendant longtemps, jusqu'à ce qu'elles aient trouvé un endroit convenable pour s'accrocher et se suspendre. Peut-être le réveil de l'animal amène-t-il, à une époque anormale, un état congestif des organes sexuels, qui se produit naturellement à une saison plus avancée. »

Mais si l'accouplement automnal est la règle générale, n'y a-t-il point d'exception, notamment pour les jeunes sujets, qui, nés au printemps, ne se trouveraient pas encore arrivés à leur maturité sexuelle en automne? C'est ce que divers auteurs ont été amenés à penser. Ainsi Robin [1] a pendant deux hivers répété les observations de Van Beneden, Eimer et Fries, et la plupart du temps n'a pu que les confirmer; mais il a reconnu que la règle qu'ils ont admise n'est pas sans exception. « En général, dit-il, un premier accouplement a lieu avant l'hiver, mais de nouveaux rapprochements peuvent se produire pendant les intervalles d'activité qu'amènent les beaux jours d'hiver, ou même au printemps, après le sommeil hivernal. Cet accouplement tardif paraît être de beaucoup plus fréquent chez le rhinolophe fer-à-cheval. »

Dans une courte communication au congrès d'Alger, Carl Vogt s'est à son tour occupé de cette question [2]. Après avoir rappelé les faits démontrés par Van Beneden et autres : « Je dois cependant, dit-il, faire quelques réserves sur la généralité de cette copulation antidatée, en me fondant sur des observations faites sur les jeunes chauves-souris (murins, et fers-à-cheval) n'ayant pas encore une année. J'ai examiné un assez grand nombre de ces jeunes, qui m'ont été apportés en avril. Or les mâles avaient souvent (pas tous) les testicules remplis de zoospermes parfaitement agiles, et parmi les femelles, les organes montraient trois états différents : chez les unes, les organes étaient complètement vierges, aucune trace de zoosperme ni d'œufs prêts à sortir; chez d'autres, l'utérus était gonflé, la muqueuse boursouflée, détachée en partie, les œufs sont soit intacts, soit en travail de sortie de l'ovaire; chez d'autres enfin se trouvait un embryon, et un corps jaune à l'ovaire. Je conclus de

1. A. Robin, *Sur l'époque de l'accouplement des chauves-souris* (Bull. Soc. philomat., 1881, 7e série, t. IV, p. 88).
2. Carl Vogt, *Recherches sur l'embryogénie des chauves-souris* (Assoc. fr. pour l'avanc. des sciences, congrès d'Alger, 1881, p. 655).

ces faits que les jeunes murins et les fers-à-cheval s'accouplent en partie dans l'automne de l'année où elles sont nées, mais qu'il y a une copulation supplémentaire encore au printemps, par laquelle celles qui n'ont pas trouvé de mâle en automne, ou qui n'étaient pas encore entièrement aptes, sont fécondées. »

Depuis la publication des recherches de Van Beneden et des auteurs qui l'ont suivi, les récents traités de zoologie font mention de ces résultats. « L'accouplement, dit Blanchard [1], a lieu en automne; le sperme reste dans l'utérus jusqu'au printemps, époque à laquelle l'ovule descend et est fécondé. Chaque parturition ne comprend pas plus de deux petits, souvent un seul, que la femelle porte suspendu à ses mamelles [2]. » Vogt reproduit les mêmes indications mais en y tenant compte des faits révélés par ses recherches et celles de Robin. « La plupart des espèces, dit-il [3], ne mettent au monde qu'un seul petit, souvent deux [4]. L'œuf et l'embryon commencent à se développer au printemps, et c'est de la fin de mai jusqu'au milieu de juin que nos espèces indigènes mettent au monde leur petit que la mère traîne longtemps après elle. L'accouplement a lieu en automne, avant l'hivernation, du moins pour les chauves-souris adultes; seulement un certain nombre de petits, qui en automne n'étaient pas encore pubères, s'accouplent au printemps; toutes les autres chauves-souris adultes s'accouplent en automne; le sperme se conserve dans l'utérus », etc.

C'est ce fait d'un accouplement printanier, pour quelques individus, qui a de nouveau, tout récemment, appelé l'attention des zoologistes, et c'est à une conclusion semblable à celle de Robin et de Vogt que sont arrivés MM. Rollinat et Trouessart [5], en étudiant les organes génitaux des chauves-souris mâles (*Rhinolophus*) pendant le sommeil hivernal. « La production du sperme se fait avec une telle activité pendant l'hibernation, que les vésicules séminales

1. B. Blanchard, *Traité de zoologie médicale*, t. II, 1890, p. 853.

2. Pouchet a publié une intéressante note sur les conditions dans lesquelles le jeune s'attache à la mère (*Notes sur les mœurs des Chéiroptères*, Compt. rend. Acad. des sciences, 1842, p. 230).

3. Carl Vogt, *Les Mammifères*, 1884, p. 92.

4. A propos de cette indication de *deux petits* répétée par tous les auteurs, déclarons que, comme il sera montré plus loin, chez le murin, le rhinolophe et la pipistrelle, dans un ensemble de 300 observations environ, nous n'avons jamais trouvé qu'un seul fœtus dans l'utérus, et que par suite, pour ces espèces, telle paraît être la règle presque absolue.

5. R. Rollinat et Trouessart, *Sur la reproduction des Chéiroptères* (Compt. rend. Soc. de Biologie, 26 janvier 1895, p. 53).

sont insuffisantes à l'emmagasiner. Ce liquide reflue vers la vessie, et l'on trouve celle-ci distendue par un fluide d'un blanc laiteux, formé d'une énorme agglomération de spermatozoïdes à mouvements très vifs. Le testicule, l'épididyme et le canal déférent en renferment également... De ces faits, nous croyons pouvoir conclure, dès à présent, que la période génitale dure de l'automne au printemps, mais qu'elle est interrompue, au moins dans ce qui a trait aux rapports sexuels, par le sommeil hibernal. La sécrétion des glandes génitales, au contraire, se continue chez les mâles avec une activité extraordinaire, montrant que de nouveaux accouplements doivent avoir lieu immédiatement après le sommeil hibernal. Il est probable que les jeunes femelles de l'année, qui n'ont pas pris part à l'accouplement automnal, sont fécondées au printemps, ces trois mois d'hiver ayant donné à leurs organes génitaux le temps d'acquérir leur entier développement. »

Cette communication de MM. Rollinat et Trouessart à la Société de biologie me remit en mémoire certains faits que j'avais observés deux ans auparavant, mais dont je n'avais pas alors compris l'importance, n'étant pas au courant de la question. J'ai donc communiqué aussitôt ces observations à la Société de biologie, pour faire suite à celles de Rollinat et Trouessart, et voici les principaux passages de cette communication [1] : « Le 25 mai 1893, je recevais, de la Touraine, une caisse renfermant un peu plus de cent Rhinolophes. J'essayai de les conserver vivants en captivité, ce à quoi je ne pus réussir; mais ils survécurent un certain nombre de jours, et, le jour même de leur arrivée, sur le plancher de la grande cage où je les avais installés, j'ai assisté à l'accouplement de trois couples différents. La première fois je crus que les deux animaux se battaient, l'un d'eux reposant sur le plancher par sa région dorsale, et l'autre étant placé dessus, thorax contre thorax; je séparai les deux individus, et, ayant saisi celui qui était dessus, j'interprétai facilement la véritable signification de l'acte en constatant l'état d'érection de son pénis. La position prise pour l'accouplement s'explique facilement par le fait de la présence de la membrane alaire qui se prolonge en arrière et doit s'opposer à l'accouplement *modo ferarum*. Dans les deux autres cas, je crois qu'il n'y eut aussi que tentative d'accouplement, et les deux sujets, dérangés dans leur

1. Mathias Duval, *Sur l'accouplement des chauves-souris*, Soc. de biologie, 23 février 895, p. 135.

opération, reprirent leur vol au milieu des autres parmi lesquels il me fut impossible de les reconnaître pour les examiner. D'ailleurs à cette époque je ne savais pas l'intérêt de ces observations, étant tout au début de mes recherches, et encore mal au courant des mœurs génitales des Chéiroptères. Malheureusement il ne me fut plus donné de faire des observations semblables.

« Je suis porté à penser que le fait est rare, et, comme les auteurs cités, qu'il a lieu seulement pour les femelles qui n'étaient pas, à l'automne précédent, en maturité sexuelle. Dans cette hypothèse, l'observation d'un fait semblable est soumise aux hasards plus ou moins heureux des récoltes. Voici ce que je veux dire. Il est connu que les chauves-souris se rassemblent dans leurs retraites en se groupant non seulement par espèces, mais encore, pour une même espèce, par sexes. C'est pourquoi, dans les nombreux envois que je me faisais faire, je recevais un jour un lot composé rien que de femelles, un autre jour un lot uniquement de mâles; mes observations à cet égard me portent même à penser que, pour le rhinolophe, les sujets jeunes, notamment les femelles nées le printemps précédent, se groupent à part. Puisque ce sont seulement ces jeunes femelles qui présentent l'accouplement au réveil du sommeil hibernal, il peut se faire, selon les hasards des récoltes, qu'on n'en reçoive aucun individu, et puis que, une fois, on en reçoive tout un lot, chez lequel on observera en abondance les états qui font supposer la possibilité d'un accouplement printanier, ou même chez lequel on assistera, ainsi que cela m'a été donné une fois, directement à l'accouplement. »

Les femelles qu'on récolte à la fin du printemps, mettent souvent bas dans la boîte même où elles sont expédiées. Mais il nous est arrivé de voir la parturition s'accomplir ou du moins s'achever sous nos yeux, à l'ouverture de la boîte. C'est la tête qui sort en dernier lieu, et souvent le petit agite ses ailes, alors que sa tête est encore dans le vagin de la mère. Les observations de Jobert sont intéressantes, à cet égard, et nous les rapporterons ici, car on ne penserait pas à les chercher dans le mémoire où il les a données, vu l'objet et le titre de ce travail [1]. « A la suite d'une chasse fructueuse, j'avais rapporté deux murins femelles et sur le point de mettre bas. J'ai eu la bonne fortune d'assister à l'expulsion du

1. M. Jobert, *Études d'anatomie comparée sur les organes du toucher chez divers mammifères*, Paris, 1872, p. 138.

fœtus. Les murins se suspendirent aux parois de la cage, non la tête en bas, mais à l'aide de leurs pattes et des ongles des pouces. Les membres postérieurs furent ceux qui, dans les deux cas, apparurent les premiers à l'orifice vulvaire, et durant trois ou quatre heures les animaux firent des efforts considérables pour hâter la délivrance. Les douleurs devaient être très vives : ils tremblaient par intervalles et l'on voyait les parois de l'abdomen se contracter comme chez les animaux supérieurs. Le petit fut reçu dans la membrane interfémorale transformée en poche; la mère lui donna les premiers soins; il fut léché, nettoyé. A l'aide de ses dents, la chauve-souris exerçait des tractions sur le cordon, afin d'extraire le placenta; le cordon rompu, le petit se traîna presque à la mamelle, la saisit entre ses lèvres et se tint étroitement cramponné à l'abdomen de la mère, qu'il ne quitta plus. Je ne pus malheureusement les conserver vivants; je ne pus assister à l'expulsion du placenta, dont je ne pus retrouver aucune trace et qui dut être dévoré. Mes observations se trouvèrent forcément interrompues par la mort de mes murins qui refusèrent toute nourriture. »

Technique. — D'après tout ce qui précède, c'est-à-dire d'après ce que nous avons rapporté de nos récoltes plus ou moins fructueuses, aussi bien que d'après ce que nous venons de voir sur les mœurs génitales des chauves-souris, il est évident qu'en capturant ces animaux vers la fin de l'hiver on serait assuré d'avoir des sujets dont l'immense majorité est fécondée ou en voie de fécondation, et que si nous pouvions conserver un grand nombre de pareilles femelles, il n'y aurait qu'à en sacrifier quelques-unes tous les jours, de chaque espèce, pour être sûr d'avoir tous les stades. C'est ce que nous nous proposons de faire à la prochaine saison. Nous éviterons ainsi les surprises des récoltes et envois périodiques dans lesquels on peut n'avoir que des mâles, ou surabondance de femelles toutes à un même stade, alors que font défaut les sujets présentant le stade antérieur ou le suivant.

La question est de savoir s'il est possible de conserver vivantes, c'est-à-dire d'alimenter convenablement des chauves-souris en captivité. Nous l'avons essayé une fois, sans succès, avec des rhinolophes. Nous n'avions pu trouver à leur donner comme nourriture que les chrysalides des *Bombyx cynthia* (papillon de l'ailante ou vernis de Japon), aliment qui ne fut pas accepté. Mais nous avons vu

que Beneke parle de femelles conservées et nourries en hiver dans un lieu chaud, c'est-à-dire dans des conditions de réveil printanier. (*Op. cit.* Zoolog. Anzg., 1879.) Il est vrai que certains murins, que Jobert voulait conserver, refusèrent toute nourriture, comme il vient d'être dit, quelques lignes plus haut, à propos de l'acte de la parturition. Mais Jobert lui-même a réussi pleinement dans une autre circonstance, qui nous donne l'espoir de faire de même, et qui, nous montrant les conditions à observer, mérite d'être rapportée ici. « Je conservais, dit-il (*Org. du toucher*, p. 137), en captivité, une grande Sérotine d'une voracité remarquable, et afin de la pouvoir observer plus aisément je la tenais enfermée sous une grande cloche de verre. Tout le jour l'animal immobile semblait dormir. Au coucher du soleil, ma sérotine sortait de sa torpeur; c'est alors que je lui présentais ses aliments consistant en hannetons, dont elle était fort friande; elle se précipitait sur sa proie, et au moment où elle la saisissait, elle poussait ce cri court et le plus aigu qu'il soit possible à une oreille humaine de percevoir. L'insecte saisi brutalement, le Chéiroptère, s'appuyant sur ses coudes, se recourbait en avant; la queue se relevait, la pointe rapprochée de l'abdomen, et la membrane fémorale se trouvait transformée en une véritable poche, dans laquelle le Chéiroptère retournait en tous sens sa proie. Quand le chéiroptère relevait la tête, le hanneton n'avait plus de pattes; elles venaient de lui être arrachées l'une après l'autre; alors sa tête était saisie entre les dents de l'insectivore, qui, toujours appuyé sur ses coudes, sans s'aider de ses membres, dévorait l'insecte jusqu'à l'extrémité de l'abdomen, rejetant à droite et à gauche les élytres et les ailes. Il fallait à cette Sérotine de vingt à trente hannetons pour apaiser sa faim. Durant vingt jours j'ai assisté quotidiennement à ce spectacle, et toujours j'ai vu le Chéiroptère opérer comme je viens de le dire. Au bout de vingt jours de captivité il mourut; je l'avais, avec intention, privé de toute boisson[1]. »

1. Au sujet de la conservation en captivité, les conditions de succès ne paraissent pas les mêmes selon les espèces. Nous avons dit avoir vainement essayé de conserver les Rhinolophes; Rollinat (*Op. cit.*, p. 4) confirme cette observation. « Le Rhinolophe, d'un naturel farouche, s'accommode mal de la captivité; il se jette avec violence sur les barreaux de sa cage et finit par se briser les membres antérieurs; il refuse toute nourriture et ne tarde pas à mourir. » Il n'en est pas de même du Murin. « Nous avons eu (Rollinat, p. 13) pendant longtemps un Murin en captivité; il nous connaissait parfaitement, mangeait dans notre main, et ne cherchait pas à nous mordre... Il jouissait d'un appétit formidable : un jour il mangea 35 sauterelles et en absorba 80 la nuit suivante... »

Quel que soit le moyen employé pour se procurer la série nécessaire de sujets, et nous avons voulu y insister parce que c'est là le point le plus essentiel de la technique, les animaux doivent être sacrifiés de façon à ne pas produire d'hémorragie, afin que les vaisseaux maternels du placenta soient gorgés de sang. A cet effet on saisit le Chéiroptère par le cou, dans les mors d'une longue pince, et par deux ou trois tours de torsion imprimés à la pince fortement serrée, on brise les premières vertèbres cervicales et on écrase la partie correspondante de la moelle et du bulbe. L'abdomen étant ouvert, les intestins écartés vers le haut, on verse sur les organes du bassin un peu de liquide de Kleinenberg ou d'alcool (selon le mode de fixation qui doit être ultérieurement adopté pour la pièce), et, après quelques minutes d'attente, on peut procéder à l'extirpation de l'utérus.

Cette extirpation de l'utérus et des annexes est une opération qui doit être faite avec le plus grand soin. Il faut absolument ne pas toucher à ces parties, dans lesquelles la moindre pression, avec la pince, produirait des déplacements et des désordres fâcheux. A cet effet la vessie doit être seule saisie avec la pince; la vessie résiste bien, ses attaches au col de l'utérus et au vagin sont solides; on peut exercer sur elles de fortes tractions, sans qu'elle se déchire jamais. Tirant donc sur la vessie, on insinue des ciseaux courbes au-dessous de l'utérus, et on coupe, en quelques coups, la base des ligaments larges, ainsi que le vagin vers sa partie supérieure. La pièce, formée de l'utérus, des trompes et des ovaires, se détache ainsi sans lésion et sans hémorragie, grâce aux précautions sus-indiquées (le liquide fixateur versé dans la cavité du bassin) et surtout si on a soin d'employer des ciseaux qui, n'étant pas très fraîchement affilés, mâchonnent un peu les parties en les sectionnant.

Le plus grand nombre de nos pièces ont été fixées par le liquide de Kleinenberg, comme dans nos études antérieures sur d'autres placentas. Mais nous avons cependant toujours traité quelques pièces, pour avoir des préparations diverses, les unes simplement par l'alcool absolu, les autres par la liqueur de Muller.

Ces pièces ont été montées dans la paraffine et débitées au microtome de Minot. Pour quelques utérus volumineux, vers la fin de la gestation, nous avons employé l'inclusion au collodion.

Études des coupes sériées; reconstitution des pièces. — C'est toujours sur des pièces débitées en coupes sériées que nous avons fait nos études, même lorsqu'il s'agit d'ovules en segmentation, situés dans divers points de l'oviducte. Ce procédé, long et laborieux, est par contre très sûr et très fructueux, car il permet de bien voir l'état des divers organes, de rechercher dans quel ovaire est le corps jaune correspondant à l'œuf trouvé dans l'utérus; enfin il donne des préparations permanentes, qui se conservent sans altération, et qu'on peut revoir à tous propos. On trouve dans le mémoire de Van Beneden des mentions du genre de celle-ci : « L'œuf du murin, que nous avons vu segmenté en deux blastomères, était beaucoup moins chargé d'éléments réfringents que celui du Dasycnème. Nous l'avons vu distinctement à travers les parois de l'oviducte; mais nous l'avons perdu en voulant l'isoler. » Sur des coupes sériées on n'est pas exposé à ces pertes. Un œuf, une fois trouvé, reste toujours, pour être étudié à diverses reprises, selon les idées que suggère et les vérifications que nécessite l'examen d'autres œufs plus ou moins avancés dans leur développement.

Mais ces coupes nécessitent, pour obtenir des vues d'ensemble, des opérations de reconstruction. C'est sur ces opérations, sur la manière d'obtenir les dessins qui les résument, que nous devons donner ici quelques détails.

Sur la planche I on voit représentées des coupes longitudinales de l'utérus et de ses annexes, et ces figures (par exemple les fig. 1, 6, 19) sont telles qu'on y trouve les deux cornes utérines, les deux oviductes avec chacun son ovaire, et enfin la saillie du col de l'utérus dans le vagin. Il est évident que jamais nous ne pouvons orienter une pièce sur le microtome avec une précision suffisante pour obtenir une coupe qui passe ainsi exactement par l'axe des cavités des deux cornes utérines et par l'axe du col; du reste, obtiendrions-nous ce résultat, il serait en tout cas impossible d'avoir sur une seule et même coupe tout le trajet d'un oviducte, puisque ce conduit décrit des sinuosités qui se trouvent dans divers plans, les unes plus en avant, les autres plus en arrière. Les figures en question ont donc été obtenues par reconstruction à l'aide de plusieurs coupes : par la superposition de ces diverses coupes, nous avons obtenu la projection, sur un plan transversal, de l'ensemble de l'utérus et de ses annexes. Il importe que nous donnions un exemple de ce mode de reconstruction, par combinaison de diverses

coupes, afin de montrer combien sont exactes les figures ainsi obtenues.

Supposons un utérus monté dans la paraffine et orienté sur le microtome de manière à obtenir des coupes transversales se succédant d'avant en arrière, c'est-à-dire des coupes faites selon un plan parallèle à la face antérieure de l'utérus, et débitant celui-ci en allant de la face antérieure à la face postérieure. En passant en revue la série des coupes, montées régulièrement sans omission d'une seule (la pièce que nous prenons ici pour exemple a fourni 215 coupes) [1], nous trouvons d'abord des coupes qui ont enlevé seulement les couches les plus superficielles de la paroi antérieure de l'utérus; c'est seulement avec la 50e coupe que nous avons une préparation où se montre d'une manière assez significative une partie des cavités utérines; nous prenons, à la chambre claire, le dessin de cette coupe, tel qu'il est reproduit dans la fig. I, en A. On voit que sur cette coupe, outre les cornes utérines, nous trouvons déjà deux fragments de l'oviducte gauche (T G). Continuant à passer en revue les coupes, nous ne nous arrêtons pas à celles qui diffèrent à peine de celle dessinée. Mais 16 coupes plus loin, c'est-à-dire arrivés à la 66e préparation, apparaissent des détails assez nouveaux pour que nous jugions nécessaire de prendre le dessin, à la chambre claire, de cette 66e coupe, telle qu'elle est reproduite dans la fig. I, en B; puis, de même, 21 coupes plus loin, c'est-à-dire à la 87e pièce, que représente la fig. I, en C; puis, 27 coupes plus loin (114e de la série), nous prenons la fig. I, D; puis la fig. I, E (126e coupe) et enfin la fig. F (156e coupe). Dans ce choix des coupes dont un dessin est pris à la chambre claire, on a pour guide la nécessité d'avoir successivement les contours des parties qui doivent être présentés dans un dessin d'ensemble. Si, au moment de la reconstitution, une de ces parties manquait, on peut toujours reprendre la revue de la série des coupes, et faire le dessin de celle où se trouve la partie en question.

Pratiquement la reconstitution à faire, avec les éléments A, B, C, D, E, F, de la fig. I, est très simple. Disposant d'encres et de crayons

1. Cette pièce est celle qui a fourni l'ovule représenté dans la figure 15 de la planche I. Dans cette planche nous n'avons représenté que l'ovule, et non l'utérus et la corne utérine qui le renfermait, afin de ne pas faire double emploi, puisque nous nous réservions de donner ici le dessin de cet utérus, comme exemple du procédé de reconstruction employé.

de diverses couleurs, nous superposons les unes aux autres, sur un papier à décalquer, les figures A, B, etc., chacune tracée d'une couleur différente; puis, sur ce décalque polychrome, nous traçons à l'encre noire le contour des parties qui se font suite d'une figure à l'autre. Voulant donner ici, sans traits de couleurs différentes, un exemple de ce mode de procéder, nous allons suivre une méthode un peu différente, plus compliquée à certains égards, mais également sûre, et bien propre à montrer les actes successifs d'une reconstitution.

Nous traçons d'abord, par une ligne à traits interrompus, le

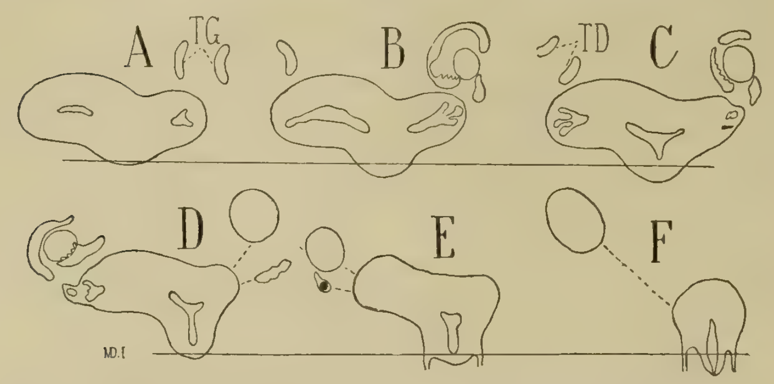


Fig. I. — Coupes destinées aux opérations de reconstruction qui sont indiquées dans la fig. II (voir le texte). Utérus et ses annexes débités, transversalement, en 215 coupes : en A, la 50e; — en B, la 66e; — en C, la 87e; — en D, la 114e; — en E, la 126e; — en F la 156e.

décalque de la fig. I, A; et sur ce décalque, nous superposons, par un dessin à trait continu, celui de la fig. I, B. Nous obtenons ainsi la fig. II, 1. Il est facile de voir que les éléments de cette figure, les uns en trait continu, les autres en trait interrompu, nous donnent déjà la continuité de diverses parties (oviducte gauche et parties externes des cavités des cornes utérines), sans que cependant ces parties soient complètes, et que, d'autre part, nous pouvons ne plus tenir compte du tracé à trait interrompu des contours extérieurs de l'utérus. Nous fusionnons donc en un seul et même dessin les parties diversement tracées, en omettant les lignes dont il n'y a plus lieu de tenir compte, et nous obtenons la fig. II, 2, qui est déjà une reconstitution partielle (A + B) avec les deux figures (I) A et B. Cette reconstitution partielle (A + B), nous la décalquons à traits interrompus dans la figure II, en 3, et nous y superposons le

décalque, à traits continus, de la figure I, C. Nous obtenons ainsi l'ensemble de la figure II, 3, qui, composée de la reconstitution partielle précédente (A + B), avec superposition de la figure C, peut être désignée par la formule (A + B) + C. Agissant comme précédemment, c'est-à-dire fusionnant sur cette figure les parties qui se font suite, en omettant les lignes dont il n'y a plus à tenir compte, nous obtenons la figure II, 4, qui peut recevoir la formule (A + B + C). Continuant la même série d'opérations, nous prenons, en

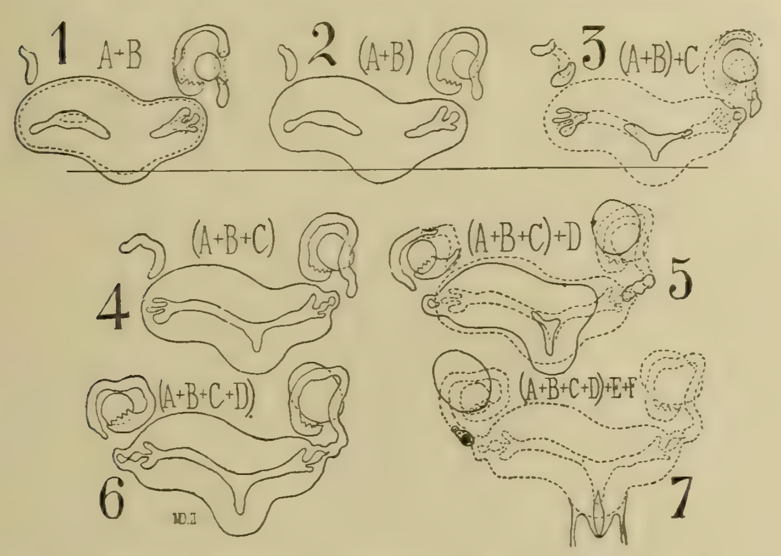


Fig. II. — Opérations successives de reconstruction avec les éléments fournis par la figure I.

traits interrompus, le décalque de cette figure (A + B + C) et nous lui superposons, en traits pleins, celui de la figure I, D, ce qui nous donne la figure II, 5, dont la formule sera (A + B + C) + D. Celle-ci, par le dessin au net des parties en continuité, et omission des lignes inutiles, nous donne la figure II, 6, dont l'origine est rappelée par la formule (A + B + C + D). Remarquons qu'avec cette figure nous sommes arrivés à une reconstitution presque complète de la pièce. Les cavités des cornes sont représentées dans toute leur étendue; l'oviducte gauche et l'ovaire sont complets; du côté opposé seulement (à gauche de la figure), l'oviducte droit n'est pas complet (il manque une partie près de son insertion à l'utérus), et l'ovaire droit est trop petit (nous ne sommes pas encore

arrivés à la préparation où il est coupé selon son plus grand diamètre), enfin nous n'avons pas encore le col de l'utérus. Or tout ce qui nous manque sur cette figure est présent sur la figure I, en E et F. Procédant donc une dernière fois comme dans les opérations précédentes, nous prenons, en traits interrompus, le décalque de la fig. II, 6, et nous y superposons, d'un seul coup, les figures (I) E et F, c'est-à-dire y mettons en place les parties qui manquaient. Nous obtenons ainsi la fig. II, 7, dont la composition est résumée par la formule (A + B + C + D) + E + F. Cette fois nous avons enfin le tracé, dans leur continuité, de toutes les parties qui consti-

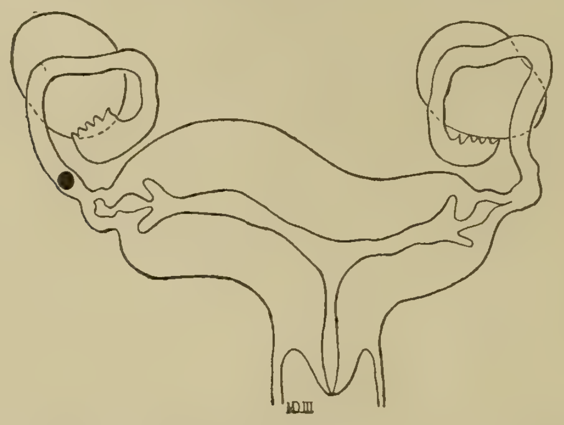


Fig. III. — Résultat définitif de la reconstitution, c'est-à-dire de la combinaison des schémas A + B + C + D + E + F de la figure I.

tuent l'ensemble de l'utérus et de ses annexes; seulement ces parties sont encore figurées par des traits, les uns continus, les autres interrompus; une dernière opération reste à faire pour mettre au net cette figure, et obtenir la figure définitive dont la formule est (A + B + C + D + E + F). C'est ce résultat définitif de la reconstitution qui est représenté dans la figure III. Nous la donnons dans des dimensions doubles des figures précédentes, pour la mettre en rapport avec les figures semblables de notre planche I [1].

Les utérus et oviductes dont nous reconstituons une figure d'ensemble peuvent contenir un œuf. Par cette reconstruction nous obtenons la place exacte de l'œuf, soit dans l'oviducte, soit dans

1. Ces figures I, II et III ont été dessinées dans les mêmes dimensions, puisqu'elles sont calquées les unes sur les autres : seulement, à la reproduction par la photographie, nous avons fait réduire les figures I et II de moitié en diamètre.

l'utérus. Ainsi le murin qui vient de nous servir d'exemple contenait un ovule qui n'était visible que dans les coupes précédant et suivant immédiatement celle représentée dans la fig. I, E. En s'en tenant à cette seule figure I, E, il pourrait être difficile de dire dans quelle portion de l'oviducte est cet œuf; mais après reconstruction (fig. II, 7, et fig. III) on voit qu'il est dans la portion étroite de l'oviducte, tout près de l'embouchure de celui-ci dans l'utérus. Et en effet cet œuf est celui qui sera étudié à propos de la figure 15 de la planche I, et qui sera signalé comme arrivé dans la région la plus interne du canal tubaire [1].

Nous venons de prendre pour exemple une reconstruction ou reconstitution d'après des coupes faites selon le plan transversal du corps de l'animal, c'est-à-dire des coupes longitudinales des cornes utérines. Les mêmes opérations se pratiquent pour des coupes selon le plan vertical antéro-postérieur du corps, c'est-à-dire les coupes transversales de l'utérus. Nous en épargnerons l'explication au lecteur. Il suffira de jeter les yeux sur les figures 10 et 13 de la planche I, pour voir combien ces reconstitutions donnent des résultats instructifs, notamment pour déterminer la place de l'œuf dans l'oviducte.

Mais par contre nous devons insister sur les opérations de reconstruction que nous avons faites pour les ovules en segmentation afin de déterminer le nombre et les rapports de leurs segments. A cet effet prenons un exemple. Le murin, dont l'ovaire et l'oviducte sont représentés, après reconstruction, dans la fig. 6 de la planche I, contenait un ovule en segmentation, dans le tiers interne de l'oviducte. Cet ovule était présent sur 6 coupes. Nous donnons ici (fig. IV en A, B, C, D, E, F) le dessin de chacune de ces six coupes successives. Au premier abord, en présence de ces aspects successifs si différents, il semble bien difficile de se rendre compte de la disposition des parties constituantes de cet œuf. Cependant on peut remarquer d'abord que le petit cercle qui forme à lui seul la figure A n'est autre chose que le gros segment qui, sur la figure B, apparaît en 1, sous la forme d'une grosse cellule avec un beau noyau, puis qui, en C, se retrouve avec un diamètre moins considérable et un noyau plus petit, et qui se retrouve une dernière fois en D, sous la forme d'un petit cercle (comme en A). C'est-à-dire que la partie

1. Dans des figures qui précèdent, nous avons négligé, pour simplifier les choses, de figurer le corps jaune, qui, dans ce cas, siégeait dans l'ovaire gauche.

marquée 1, 1, 1 sur les figures A, B, C, D, est une seule et même sphère de segmentation, que les coupes ont d'abord entamée superficiellement (en A), puis, par deux fois au niveau de son noyau volumineux (en B et C), puis de nouveau superficiellement, de l'autre côté de son noyau (en D). De même, dans les figures B, C, D, on reconnaît, en 2, 2, 2, une seule et même sphère de segmentation, plus petite que la précédente, car elle n'est comprise que sur trois coupes et non sur quatre. Enfin en 3 (fig. C, D et E) et en 4 (fig. D, E, F) on reconnaît d'une part une autre petite sphère de segmentation, 3, et une autre grosse sphère, 4. Cet œuf se compose donc de quatre sphères de segmentation, deux grosses et deux petites.

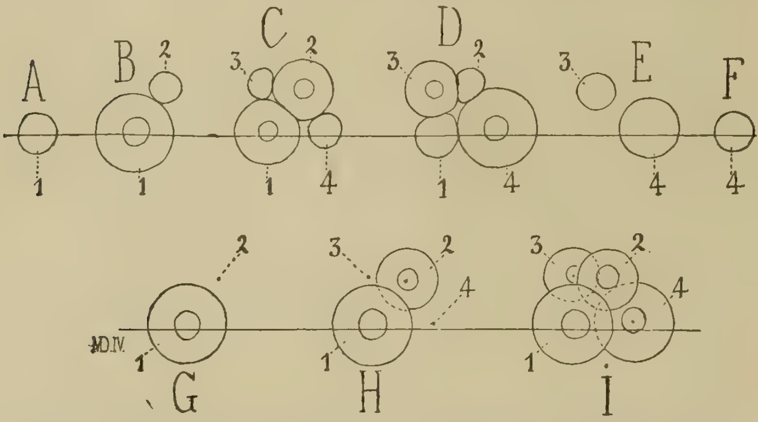


Fig. IV. — Exemple de reconstitution d'un œuf en segmentation. — A,B,C,D,E,F, coupes successives de cet œuf; — G,H,I, opérations de reconstruction (voir le texte).

Comment sont disposées, les unes par rapport aux autres, ces quatre sphères? C'est ce qui nous sera indiqué par une reconstruction fort simple. Nous prenons d'abord (fig. IV en G) le dessin de la cellule 1, dans ses plus grandes dimensions, c'est-à-dire en la décalquant sur la fig. B, et par un point noir nous marquons seulement le centre du fragment de la cellule 2. Alors, sur cette figure G, nous décalquons la cellule 2, d'après la figure C (où elle présente ses plus grandes dimensions), en ayant soin de faire coïncider son noyau avec le point noir précédemment marqué. Nous obtenons ainsi la fig. H, qui nous donne les rapports de contact et de superposition des cellules ou sphères 1 et 2; sur cette figure H, en décalquant la cellule 2, d'après la figure C, nous avons eu soin de marquer par un point noir le centre du fragment de la cellule 4

(voir fig. C, le fragment 4) et le centre du fragment 3. Comme il se trouve que, sur la figure D, les sphères 3 et 4 sont présentes toutes deux dans leurs plus grandes dimensions, nous prenons d'un seul coup le décalque de ces sphères 3 et 4 et nous reportons ce décalque sur la figure H, en ayant soin de faire coïncider le noyau de chacune de ces sphères avec le point noir précédemment marqué comme repère de leur centre. Nous obtenons ainsi la figure İ, qui est définitive, c'est-à-dire qui nous représente la reconstruction demandée, puisque les quatre cellules en question y sont représentées chacune selon son plus grand diamètre, c'est-à-dire telles qu'elles auraient été vues sur l'œuf non débité en coupe, si l'œil de l'observateur avait examiné cet œuf selon un rayon visuel perpendiculaire au plan dans lequel ont été pratiquées les coupes. La manière dont se recouvrent ces cellules, vues dans cette direction, est indiquée par le fait des portions de contours tracées en traits interrompus.

Nous avons fait la reconstruction en allant de la coupe A vers la coupe F ; nous pourrions la faire, mais la chose serait presque puérile, en allant en sens inverse, c'est-à-dire de F vers A, et alors nous aurions l'aspect de l'œuf tel qu'il se présenterait s'il était vu de l'autre côté (s'il avait été exactement retourné).

L'exemple que nous avons choisi est un des cas les plus simples qui se puissent présenter. C'est l'œuf qui sera étudié ci-après sur les figures 6 et 9, de la pl. I, et on voit en effet que la fig. IV, en İ, est identique à la figure 9, sauf les deux globules polaires, dont nous avons pensé ne pas avoir à tenir compte afin de simplifier autant que possible cet exemple de reconstruction. La reconstruction devient un peu plus délicate lorsque la segmentation est plus avancée, par exemple pour l'œuf de la figure 14, pl. I ; mais elle est toujours possible, et donne des résultats certains si elle est faite avec grand soin. Du reste elle devient inutile dès que les segments dépassent le nombre 9 à 18. Alors il est plus instructif d'étudier les coupes et de représenter celle qui passe par le milieu de l'œuf, ou, si ces coupes sont obliques, de procéder seulement à une reconstruction qui donne une coupe médiane complète. Ainsi on verra, sur la planche I, que nous n'avons eu en somme que quatre reconstructions complètes à faire, celles des figures 9, 11, 12 et 14.

Quelques remarques encore pour bien démontrer la rigueur et la sûreté de ces reconstructions. La fig. 9 (pl. I), aussi bien que les

divers éléments de la figure IV, sont à un grossissement d'environ 400 diamètres. Or la sphère de segmentation marquée 1 se trouve avoir, sur ces figures, un diamètre de 10 millimètres, ce qui fait que ce diamètre réel est de 0^{mm} 025 (10/400 = 0, 025); c'est ce que nous pourrions appeler la *largeur* de cette cellule. Puisque ces cellules de segmentation sont des sphères, l'épaisseur doit être égale à la largeur. Or cette cellule est comprise sur quatre coupes (voir en A, B, C, D, fig. IV), et ces coupes sont à 1/150 de millimètre, c'est-à-dire que chacune a une épaisseur d'environ 0^{mm}0066; l'épaisseur de la cellule, comprenant quatre de ces coupes, doit donc être de 0^{m}026 ($0,0066 \times 4 = 0,0264$). On voit donc que les deux dimensions, l'une prise directement, l'autre calculée, se correspondent d'une manière suffisamment exacte (0, 025 et 0, 026).

D'autre part remarquons que ces coupes sont faites à la paraffine, avec le microtome de Minot, qui donne un ruban bien régulier, et que, par le collage de ce ruban sur la plaque porte-objet, chaque coupe se trouve orientée exactement comme celle qui précède et celle qui suit. En faisant donc glisser selon une ligne droite la plaque porte-objet, lors de l'examen et du dessin successif des coupes, on obtient des figures qui sont exactement superposables. Les lignes horizontales tracées sur la figure IV représentent précisément cette ligne de glissement de la préparation sur la platine du microscope, et on peut disposer sur cette platine, ainsi que cela existait sur les anciens types des microscopes de Nachet, un petit appareil qui serve de guide au mouvement de la préparation, la maintenant toujours sur la même ligne transversale de droite à gauche. Dans ces conditions on peut avoir confiance dans les points noirs tracés, pendant la reconstruction, pour servir de repère au centre d'une sphère de segmentation, et placer ensuite le noyau de cette sphère en coïncidence avec ce point noir. En un mot, et par bien d'autres artifices (oculaire quadrillé ou muni simplement d'un fil), on peut être assuré que par exemple la cellule marquée 2, 2, 2 dans la fig. IV, en B, C, D, est bien toujours la même cellule, et non une autre qui serait venue se substituer à sa place, par déviation et obliquité de la préparation. Tous ces détails seraient bien longs à énoncer par le menu. Nous les abrégeons; nous pensons en avoir dit assez pour être compris de ceux qui ont l'habitude du maniement du microscope et du dessin à la chambre claire, pour les coupes régulièrement sériées.

Divisions et plan. — Nous l'avons dit dès le début, notre première intention était seulement d'étudier le développement du placenta ; mais comme les formations ectoplacentaires sont très précoces, il a fallu se rendre compte du développement de l'amnios, à propos duquel nous avons trouvé des faits singulièrement intéressants. Disposant de pièces relatives aux stades antérieurs à la première apparition de l'amnios, et cette première apparition pouvant donner lieu à des interprétations qui font intervenir les stades de gastrula et de blastula, nous avons dû étudier la segmentation de l'œuf, c'est-à-dire présenter une histoire presque complète des feuillets du blastoderme, du moins chez le murin. Nos études présentent encore à cet égard bien des lacunes; mais nous nous proposons de les combler en réunissant de nouveaux matériaux, comme il a été dit précédemment.

D'autre part, examinant des pièces empruntées au murin, au rhinolophe et à la pipistrelle, nous avons constaté de nombreuses différences entre ces animaux, tant pour la constitution du placenta que pour les dispositions des annexes embryonnaires et même de la blastophère. Ces différences ne sont guère plus importantes que celles que, chez les carnassiers, nous avons trouvées entre la chienne et la chatte. Toujours est-il que nous devons présenter à part l'étude de ces trois types de Chéiroptères. Ce travail comportera donc trois grandes divisions, dont chacune sera consacrée à l'une des espèces en question.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDES SUR LE MURIN

C'est sur le murin que nous avons pu réunir le plus grand nombre de pièces, assez régulièrement sériées. Nous étudierons avec détails les premières phases du développement, et insisterons sur la formation des annexes. Mais, quant au corps même de l'embryon, quant à ses organes, après avoir montré leurs origines blastodermiques, plus encore par des figures que par de longues descriptions, nous ne suivrons pas ces parties dans leurs évolutions ultérieures, remettant ces études, s'il y a lieu, à d'autres publications monographiques, comme par exemple pour ce qui est relatif au développement des membres, sur lesquels nous préparons un court mémoire.

Les divisions du sujet sont naturellement indiquées par la succession même des processus embryonnaires. Mais nous commencerons par une question accessoire, pour ainsi dire hors rang, relative à la manière dont se comporte le pavillon de la trompe dans ses rapports avec l'ovaire et le péritoine.

CHAPITRE PREMIER

RAPPORTS DU PAVILLON TUBAIRE AVEC LE PÉRITOINE

On sait que la surface de l'ovaire est plus ou moins libre, selon les espèces animales; entièrement libre, sauf la région du hile, dans l'espèce humaine; enveloppée d'une demi-capsule chez la vache; enveloppée, chez la chienne, d'une capsule presque complète, car elle ne possède qu'un petit orifice du côté de l'utérus. Enfin, chez le phoque, la loutre, etc., on a décrit cette capsule comme entièrement close, sans aucun orifice qui la fasse communiquer avec la cavité abdominale; c'est dans cette capsule que débouche l'orifice de l'oviducte.

Quelles dispositions présentent à cet égard les chéiroptères? La question a été étudiée par divers auteurs dont les résultats sont singulièrement contradictoires.

Emmert et Burgaetzy [1], étudiant des femelles de Murin et de Rhinolophe à l'état de gestation, dans un mémoire déjà ancien (1817-1818) et peu cité, y constatèrent une disposition analogue à celle qu'on connaît chez la chienne. « L'oviducte, disent-ils (*op. cit.*, p. 7), se termine par un pavillon muni de deux lèvres, entre lesquelles est une fente étroite; ces deux lèvres se continuent avec le péritoine et forment avec lui une sorte de coiffe qui enveloppe l'ovaire. »

En 1880, Mac Leod, étudiant l'ovaire de la pipistrelle [2], décrit et

1. Emmert et Burgaetzy, *Beobachtungen uber einigen schwangere Fledermaüse und ihre Eihullen* (Meckel, Deutschen Arch. f. Physiol., 1818, t. IV, p. 1). — Ce travail avait d'abord paru en 1817, comme thèse de Burgaetzy, sous le titre de *Diss. inaug. de vespertilionibus quibusdam gravidis, earumque fœtuum velamentis*, Tubingæ.

2. J. Mac Leod, *Contribution à l'étude de la structure de l'ovaire des mammifères* (Arch. de biologie de van Beneden, 1880, t. I, p. 241).

figure des dispositions tout à fait différentes, c'est-à-dire une capsule ovarique complète, entièrement close, et n'ayant d'autre orifice que celui du pavillon de l'oviducte. Dans une étude sur l'ovaire du Murin et du Rhinolophe, van Beneden [1] arrive aux mêmes résultats, et appuie cette conclusion sur un mode d'investigation particulièrement démonstratif pour des pièces d'un aussi petit volume que l'ovaire des chauves-souris de nos pays : « En débitant en coupes, dit-il (*op. c.*, p. 481), un ovaire entouré des parties qui l'avoisinent, il est facile de s'assurer que la capsule est réellement fermée et que sa cavité ne communique nulle part avec le péritoine. »

Mais, plus récemment, A. Robin est arrivé à un résultat différent [2] : la capsule est incomplètement close. Après avoir décrit (*op. cit.*, p. 133) d'abord les dispositions d'ensemble de cette capsule, adhérente à l'utérus par son pôle interne, puis celle de l'oviducte qui est tout entier compris dans la paroi de la capsule, et qui forme une courbe complexe assez variable, pour revenir à son point de départ, c'est-à-dire à l'utérus, près duquel s'ouvre le pavillon tubaire, « en ce point, dit-il, dans toutes les espèces que j'ai étudiées, sauf une, j'ai invariablement trouvé la paroi de la capsule interrompue et séparée de l'utérus par une fente plus ou moins allongée, entr'ouverte à l'état de repos, mais que le muscle propre de l'ovaire, décrit par van Beneden, doit fermer au moment de la rupture du follicule de Graaf. C'est dans la paroi même de cette boutonnière que s'ouvre le pavillon de l'oviducte. » L'exception signalée est expliquée dans les termes suivants : « Je n'ai pas eu l'occasion de rechercher cette boutonnière chez le *Vesperugo pipistrellus* étudié par Mac Leod, mais dans une espèce voisine, le *V. Kuhlii*, il m'a été impossible de la trouver. J'hésite cependant à croire qu'elle fasse totalement défaut; la petitesse qu'elle présente dans certaines espèces et la difficulté que j'ai quelquefois rencontrée à la bien voir expliqueraient parfaitement qu'elle m'eût échappé. » Plus loin, à propos de la description de l'appareil génital de chaque famille de chéiroptères, il décrit, chez les Rhinolophes, cette boutonnière comme relativement large; « chez le *Rh. hipposi-*

1. Ed. van Beneden, *Contribution à la connaissance de l'ovaire des mammifères* (Arch. de biologie, 1880, t. I, p. 475).
2. H.-A. Robin, *Recherches anatomiques sur les mammifères de l'ordre des Chiroptères* (Thèse, Faculté des Sciences, Paris, 1881).

deros, il suffit, dit-il (p. 145), d'exercer une légère traction sur le sommet du capuchon formé par la capsule pour faire sortir l'ovaire de sa cavité sans déterminer aucune rupture ». « Chez le Murin (p. 148), l'orifice de la capsule est assez étroit, ce qui explique qu'il ait échappé au savant anatomiste de Liège. Il est cependant facile à reconnaître sous la forme d'une petite boutonnière située à la partie inféro-interne de la capsule, entre l'origine de l'oviducte et le ligament suspenseur de l'utérus. Il est plus réduit encore chez le *V. mystacinus* où il est représenté par un pore dans lequel on peut seulement faire pénétrer l'extrémité d'une aiguille. » Enfin Robin fait remarquer que « la boutonnière est particulièrement visible à l'état de gestation, où elle est étirée dans le sens de la longueur par l'extension des parois de l'utérus » (p. 147). Et il donne une figure de cette disposition.

En présence de ces contradictions, il était tout indiqué de reprendre cette étude. Robin avait procédé par la dissection, et on pouvait objecter que les parois de la capsule ovarique sont extrêmement minces sur les points où elles ne sont pas chargées de graisse ; qu'il pouvait se faire qu'en cherchant cet orifice, il fût arrivé à le créer artificiellement par rupture ou perforation. Van Beneden parle au contraire d'ovaires débités en coupes avec les parties environnantes, mode d'étude incontestablement plus précis, à condition que l'organe ait été entièrement débité en coupes, sans perte d'aucune de celles-ci. Comme, dans notre collection, tous les utérus, gravides ou non gravides, ont été ainsi préparés, avec leurs ovaires, il nous était facile de faire une revue de ces pièces et trancher la question. Or, disons-le de suite, nous avons toujours trouvé cet orifice de la capsule ovarique, mais il est peu étendu, ne se trouve que sur un petit nombre de coupes, et peut facilement échapper à l'observation.

En effet, sur une pièce où l'appareil génital du Murin a été débité en coupes selon un plan vertical antéro-postérieur, de manière à nous donner d'abord les coupes de l'ovaire droit, puis celles de l'utérus, puis celles de l'ovaire gauche, nous trouvons d'abord une série de coupes où la capsule de l'ovaire droit se montre entièrement close, ainsi que le représente la figure V, en A. Ce n'est qu'avec la 97ᵉ coupe, que nous trouvons enfin un orifice, tel qu'il est reproduit sur la figure V en B (voir la flèche de la figure), c'est-à-dire situé sur le bord d'une frange du pavillon, tout contre l'extrémité

correspondante de la corne utérine droite. Cet orifice se constate alors, sans interruption, sur une série de 38 coupes, c'est-à-dire sur une longueur d'environ 3 dixièmes de millimètre, ces coupes ayant une épaisseur de 1/150 de millimètre. Puis apparaît la disposition représentée par la figure V en C, c'est-à-dire que la frange du pavillon se soude au tissu musculaire qui rattache l'ovaire à l'utérus (voir la flèche qui indique la place occupée par l'orifice dans les coupes précédentes).

Les coupes transversales, c'est-à-dire débitant l'appareil génital

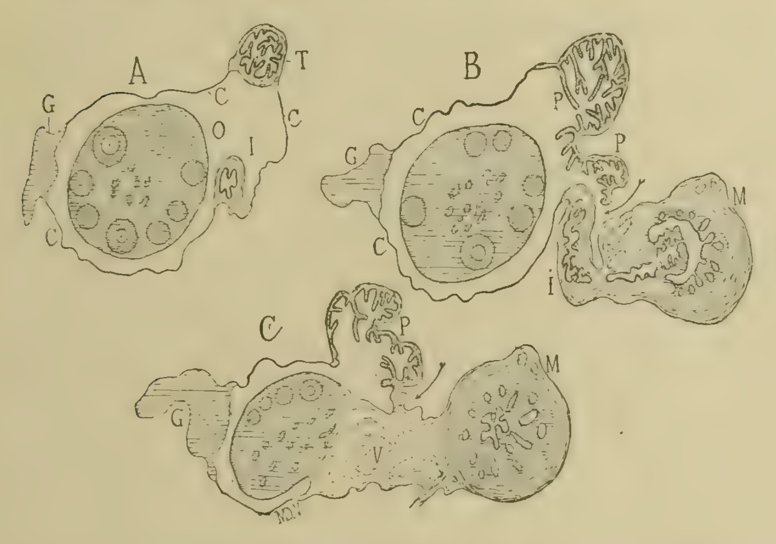


Fig. V. — Trois coupes selon le plan antéro-postérieur de la capsule ovarique du Murin (ce Murin est le même qui a fourni les figures 10 et 11 de la planche I, c'est-à-dire que son oviducte contenait un ovule en voie de segmentation). Gross. de 10 à 12 fois.
En A, type des coupes de la partie la plus externe de l'ovaire; capsule ovarique close. — En B, type des coupes de la partie interne de l'ovaire ; capsule munie d'un étroit orifice indiqué par une flèche. — En C, type des coupes les plus internes; l'orifice a disparu, une flèche en indique la place.
C,C, capsule ovarique; — G, masses de tissu adipeux qui la forme par places; — T, portion large de l'oviducte; — I, portion étroite de l'oviducte; — O, ovaire; — P, pavillon; — M, utérus; — V, vaisseau veineux important (voir en effet la fig. VIII ci-après).

d'avant en arrière, nous montrent pareillement l'orifice en question chez le murin. C'est à cet effet que nous donnons la figure VI. On y voit l'ovaire gauche et sa capsule en rapport avec la corne utérine gauche. C'est seulement sur la figure B que la capsule ovarique offre un orifice (voir la flèche); sur la figure A, la capsule est close et indépendante de l'utérus; sur la figure C, la capsule est de nouveau close, par soudure, à la corne utérine, de la frange

tubaire au niveau de laquelle était l'orifice dans la figure B. Cet orifice est présent, tel que le montre la figure B, sur 19 coupes seulement, alors que cet ovaire et sa capsule ne comprennent pas moins de 114 coupes. Sur la coupe A, l'ovaire n'est atteint que tangentiellement à sa face antérieure; sur la coupe B et surtout sur la coupe C, il est atteint vers sa partie moyenne.

Ce que nous venons de figurer pour deux pièces nous l'avons retrouvé, avec des variantes insignifiantes, sur toute la série de nos Murins. Dans quelques cas cependant, cette ouverture de la capsule n'était pas visible à une première inspection. Une étude attentive

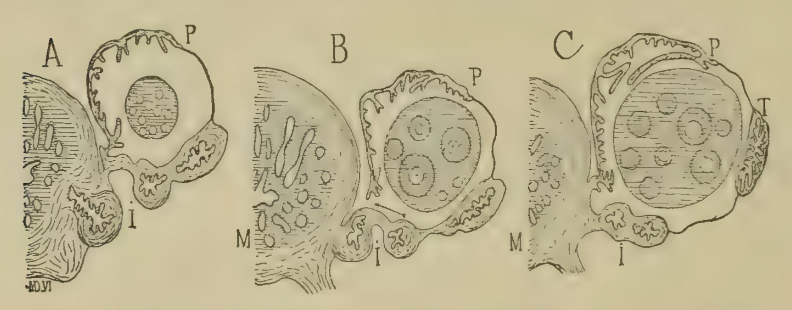


Fig. VI. — Trois coupes prises dans une série de sections selon le plan transversal de l'ovaire gauche et de l'extrémité correspondante de la corne utérine gauche d'un Murin (le même qui a fourni les figures 39 et 40 de la planche II. c'est-à-dire renfermant, dans la corne utérine droite, un œuf à l'état de vésicule blastodermique). Grossiss. de 10 à 12 fois.

En A, la capsule ovarique est close; — en B, cette capsule présente une ouverture, entre le pavillon de l'oviducte et l'insertion de l'oviducte à l'utérus; — en C, cette ouverture a disparu.

Lettres comme pour la figure V.

montrait qu'elle existait cependant, mais affectant avec le plan de la coupe des rapports tels qu'elle ne pouvait être observée dans toute son étendue sur une seule et même coupe. On comprend en effet que cette ouverture, malgré sa disposition en boutonnière, représente un canal dont le trajet, si court soit-il, peut ne pas montrer sur une seule coupe son orifice interne et son orifice externe.

Nous avons tenu à donner une figure des aspects de ce genre, afin de montrer qu'avec une étude minutieuse de coupes sériées on peut toujours arriver à une solution exacte des problèmes anatomiques. Sur une pièce débitée en coupes se succédant d'avant en arrière, selon le sens transversal, nous trouvons d'abord une série de préparations dans lesquelles la capsule ovarique est close; la

figure VII, A, représente la 47e de ces coupes : une flèche y marque une dépression infundibuliforme entre le pavillon tubaire et l'extrémité de la corne utérine; trois coupes plus loin (fig. III, en B), cette dépression est séparée en deux parties, l'une (en 3) communiquant encore avec l'extérieur, l'autre (en 2) isolée, c'est-à-dire en apparence sans communication avec la cavité péritonéale; en même temps,

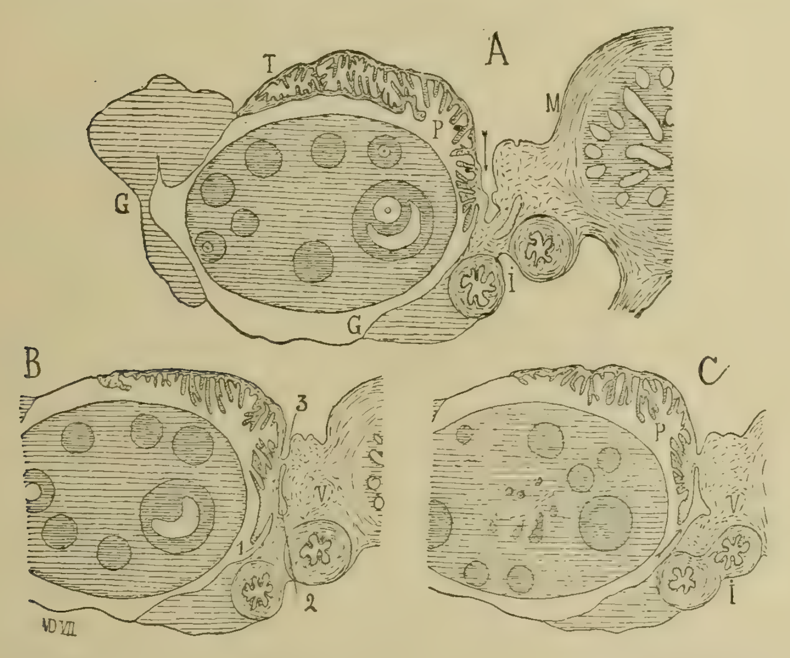


Fig. VII. — Trois coupes prises dans une série de sections, selon le plan transversal, de l'ovaire droit et de l'extrémité droite de l'utérus d'un Murin (le même qui a fourni les figures 43 et 44 de la planche II). Ces coupes, se succédant d'avant en arrière, sont la 47e (en A), la 50e (en B) et la 53e (en C) de la série. Les parties désignées en 1, 2 et 3, sur la figure B, représentent le trajet de la communication entre la cavité de la capsule ovarique et la cavité péritonéale; mais la continuité de ce trajet n'est démontrée que par la comparaison avec la figure A et la figure C. — Grossiss. de 20 fois environ. — Lettres comme pour les figures précédentes.

sur cette figure B, on voit (en 1) la cavité de la capsule ovarique pousser un prolongement vers cette portion de canal close en apparence (2); puis, trois coupes plus loin (fig. III, en C), les parties 1 et 2 sont en communication (voir la flèche sur la figure C). Il n'est pas nécessaire d'insister pour faire comprendre que cette série de coupes nous montre la continuité des parties désignées, sur la figure B, par les chiffres 1, 2, 3, c'est-à-dire l'existence

d'une communication entre la cavité péritonéale et la cavité de la capsule ovarique; seulement cette communication n'est pas visible dans toute son étendue sur une seule coupe, et il faut rapprocher les unes des autres trois coupes au moins pour reconstituer l'ensemble du trajet.

Cette dernière étude nous explique comment Mac Leod et van Beneden ont pu, même par l'examen de coupes sériées, ne pas se rendre compte de l'existence constante d'une ouverture à la capsule ovarique chez le Murin. Nous conclurons donc, avec A. Robin,

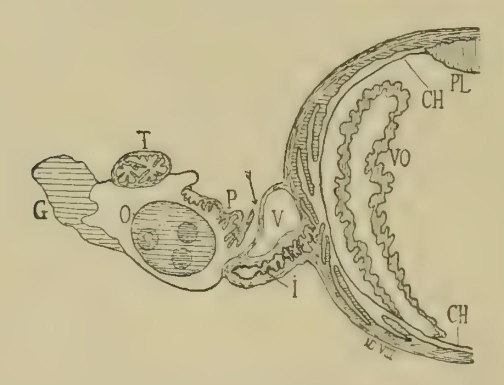


Fig. VIII. — Coupe, selon le plan transversal, de l'ovaire droit et de l'extrémité correspondante de l'utérus à l'état de gestation très avancée, chez le murin. — La flèche indique la boutonnière de la capsule ovarique; — V, grosse veine dont la saillie forme l'une des lèvres de cette boutonnière; — VO, vésicule ombilicale; — PL, placenta; — CH, chorion; — les autres lettres comme pour les figures précédentes.

à l'existence constante d'un orifice sur la capsule ovarique du murin.

A. Robin fait remarquer que cette boutonnière est particulièrement visible à l'état de gestation. Comme tous nos utérus gravides ont été débités en coupes y compris les deux ovaires, quelque avancée que fût la gestation et quelque fastidieux que fût le montage de ces coupes (matériel précieux pour suivre l'état des éléments de l'ovaire à toutes les périodes), nous avons voulu vérifier le fait. Nous n'avons pas trouvé que la boutonnière devienne réellement plus large, mais nous avons constaté une disposition qui confirme cependant, en l'expliquant, le fait signalé par Robin. Les vaisseaux de l'utérus se dilatent énormément pendant la gestation. Or, dans le ligament large, au niveau de l'insertion de l'oviducte à l'utérus, c'est-à-dire dans la région où se trouve la boutonnière en question,

existe une veine, bien visible déjà chez les sujets en vacuité, et qui a été représentée (en V) dans les figures précédentes (figures V et VII). Pendant la gestation cette veine devient très large. C'est elle qui à ce moment limite, par sa saillie (fig. VIII, en V), un côté de la boutonnière, dont l'autre lèvre est formée par une frange du pavillon. On voit, sur la figure VIII, que la boutonnière (voir la flèche) ne diffère guère, comme largeur, de ce qu'elle était précédemment. Mais il s'agit d'une pièce fixée alors qu'elle était gorgée de sang, et sur laquelle la veine (V) est gonflée et saillante. Qu'une pièce de ce genre ait été disséquée, que ses vaisseaux se soient vidés, et on comprend facilement qu'alors l'affaissement de la veine (V, fig. VIII) donnera à la boutonnière une amplitude bien plus considérable, et que celle-ci en effet, comme l'a dit A. Robin, sera bien plus facile à constater sur l'animal en état de gestation.

Telles sont les dispositions chez le murin; la capsule ovarique communique toujours avec le péritoine, par une fente étroite. Nous remettons à plus tard l'étude de ces mêmes dispositions chez le rhinolophe et chez la pipistrelle, nos préparations n'étant pas encore assez avancées pour ces deux chéiroptères [1].

1. Notre collection de pièces débitées en coupes sériées constitue un riche matériel pour l'étude de l'ovaire, de l'ovisac et des corps jaunes. Nous ne pouvons faire ici cette étude. Du reste il y a peu à ajouter à ce qui a été dit sur ces sujets par Mac Léod et par Van Beneden dans les mémoires précédemment cités et par C. Crety, dans un plus récent travail (*Contribuzione alla conoscenza dell'ovario dei Chirotteri*, Ricerche nel laboratorio di anat. normale della R. Universita di Roma, vol. III, p. 221, 1893). Au contraire la question de la boutonnière de la capsule ovarique était restée en suspens et demandait à être tranchée.

CHAPITRE II

L'UTÉRUS, SON CONTENU ET SES ANNEXES, AVANT LA FIXATION DE L'ŒUF

1° *De l'utérus et de ses annexes sur les femelles non gravides.*

Devant vous préoccuper surtout d'étudier les modifications de la muqueuse utérine à toutes les périodes de la gestation, il était important de prendre pour point de départ l'examen de l'utérus et de ses annexes chez des femelles non fécondées. Sous le titre de *femelles non gravides*, nous entendons en effet celles sur lesquelles nous n'avons pas trouvé d'œuf fécondé. Quoique nos récoltes de murins avaient été faites à une époque où presque toutes les femelles sont pleines, il nous est cependant arrivé de rencontrer des sujets, rares et exceptionnels, chez lesquels il n'y avait aucune trace de fécondation. Parmi ces sujets nous décrirons ici deux types : l'un de femelle vierge, l'autre de femelle en maturité sexuelle.

a. Femelles vierges. — Dans un envoi reçu d'Avignon le 8 mai, c'est-à-dire à un moment où toutes les femelles sont en état de gestation avancée, souvent presque à terme, aussi bien dans le nord que dans le midi de la France, nous avons trouvé, au milieu de femelles pleines, deux sujets dont l'utérus présentait des cornes minces et filiformes. Nous avons pensé qu'il s'agissait sans doute de sujets nés au printemps précédent, et qui, en retard dans leur évolution sexuelle, se trouvaient n'avoir pas subi, ou avoir subi sans résultat, les approches du mâle; et l'examen microscopique ayant confirmé cette idée (état de non-maturité sexuelle), nous décrirons ces pièces comme types d'organes virginaux (pl. I, fig. 1, 2 et 3).

Les ovaires ne renferment que de jeunes follicules, et aucun ovisac mûr ni corps jaune n'est présent (d'après l'étude microscopique des coupes seriées). La figure 1 représentant une coupe longitudi-

nale de l'utérus (Pièce A)[1], selon le plan transversal du corps de l'animal (c'est-à-dire que l'utérus a été débité en coupes en allant de sa face antérieure à sa face postérieure)[2], nous montre que l'utérus se compose d'une partie médiane impaire (M, fig. 1) que la plupart des auteurs d'anatomie comparée appellent le corps de l'utérus[3], et qui, en ayant égard à l'anatomie humaine, mériterait aussi bien le nom de *col*. C'est cette dernière dénomination que nous adopterons. Ce col se prolonge en bas, dans le vagin, en un museau de tanche long et pointu. Il se bifurque en deux cornes utérines, qui se dirigent transversalement l'une à droite, l'autre à gauche (C, C, fig. 1), pour se continuer chacune avec l'oviducte correspondant, dont les dispositions sont suffisamment indiquées sur la figure 1, sans plus ample description. Notons seulement que ces deux cornes utérines sont ici sensiblement égales comme longueur et comme calibre[4].

Les organes du second sujet (Pièce B), semblables au précédent, ayant été débités en coupes perpendiculaires à l'axe des cornes utérines (coupes transversales de ces cornes, ou coupes faites selon le plan antéro-postérieur du corps de l'animal), la figure 2 nous représente une des coupes transversales de la corne droite; du reste, sur ces deux sujets, les deux cornes utérines donnent des coupes entièrement semblables (nous verrons qu'il n'en est pas de même sur un sujet en gestation, même au début). Cette figure 2 est destinée à montrer combien sont peu développées les glandes utérines sur de

1. Nous nous proposons de poursuivre longuement ces recherches; il faudra donc que pour toute nouvelle pièce étudiée nous puissions indiquer entre lesquelles des pièces actuelles elle doit venir prendre place; c'est pourquoi nous désignerons par une lettre chacune des pièces étudiées dans le présent mémoire; cette lettre sera répétée à l'explication des planches; et, à la fin du mémoire, nous donnerons un tableau récapitulatif de toutes les pièces décrites et figurées, avec indication de leurs diverses particularités.

2. Nous appellerons en effet coupes longitudinales de l'utérus, ou coupes faites selon le plan transversal du corps de l'animal, les coupes où cet organe est débité en coupes parallèles à l'axe des deux cornes utérines; et nous appellerons coupes transversales de l'utérus, ou coupes faites selon le plan antéro-postérieur de l'animal, la coupe où cet organe est débité perpendiculairement à l'axe des cornes utérines. La disposition de l'utérus et de ses annexes, chez les chauves-souris, étant très analogue à ce qu'elle est dans l'espèce humaine, cette explication suffit pour faire comprendre la valeur des expressions employées.

3. « La partie commune, le corps de l'utérus, est extrêmement courte, presque nulle proportionnellement aux cornes, mais il n'existe qu'un seul orifice utéro-vaginal. » (A. Robin, *Rech. anat. sur les Chiroptères*, Paris, 1881.)

4. Nous ne comprenons pas bien Ercolani, lorsque, décrivant l'utérus de la femelle du murin en vacuité, il dit : « Cet utérus est plutôt bilobé que bicorne; la division en deux lobes est seulement apparente extérieurement, car dans l'intérieur il n'y a qu'une seule et même cavité. » (*Nuove ricerche sulla placenta*, 1880, p. 808.)

pareils sujets; on y voit en effet la section seulement de deux ou trois tubes glandulaires, courts et étroits; la muqueuse elle-même est peu épaisse, et sa surface interne est plissée; il semble que les glandes alors existantes ne sont autre chose que les intervalles de ces plis, intervalles déprimés en tubes très peu profonds (voir en G′). Les dimensions de la corne utérine sont très faibles (cette fig. 2 est à un grossis. de 26 fois; la fig. 1 au grossis. de 9 fois).

Sur l'un comme sur l'autre sujet nous disposions de nombreuses coupes de l'oviducte. En les passant en revue, on constate que ce conduit présente, quant à la largeur de sa lumière, deux portions, l'une externe (qui se termine par le pavillon) qui a une lumière plus large, avec une muqueuse plus plissée, l'autre interne (qui se continue avec la corne utérine) qui a une lumière étroite, une musculature épaisse, et une muqueuse dessinant des plis moins nombreux et moins saillants. Cette distinction d'une *portion large* et d'une *portion étroite* de l'oviducte est déjà sensible sur la pièce intacte; mais elle est bien plus caractérisée sur les coupes (voir fig. 3, en *a* et *b*).

b. Femelles en maturité sexuelle, mais non fécondées. — Sous ce titre nous entendons les sujets dont l'utérus et ses annexes présentent une augmentation de volume presque égale à celle qui est caractéristique des femelles fécondées, et chez lesquels nous n'avons cependant trouvé ni ovules en voie de fractionnement, ni sperme dans l'utérus, ni corps jaune dans l'ovaire; mais nous avons trouvé par contre des ovisacs à l'état de maturité. Nous avons disposé de deux sujets de ce genre : l'un (fig. 4) récolté le 8 mai, dans le midi de la France; l'autre en Touraine, le 4 avril (fig. 5).

Le premier sujet (Pièce C; — fig. 4) présentait deux ovisacs très développés, l'un dans l'ovaire droit, l'autre dans l'ovaire gauche. La figure 4, qui représente une coupe longitudinale de l'utérus, montre que celui-ci a augmenté de volume, et que sa cavité est dilatée : cette cavité contenait divers débris cellulaires, au milieu desquels il n'a été possible de reconnaître avec certitude aucun spermatozoïde. Cette hypertrophie de l'utérus est frappante, quand on compare cette figure à la figure 1; elle est cependant bien moins considérable que chez la femelle fécondée, au stade de gestation même le plus jeune que nous ayons pu observer (voir fig. 6; ces figures 1, 4 et 6 sont au même grossissement de 9 fois). Enfin on constate que l'hypertrophie est plus prononcée sur la corne droite que sur la

gauche. Il semble donc que, dans sa préparation à la gestation, la corne droite se développe plus que la corne gauche, ce qui est en rapport avec ce fait constant, sans exception, que la gestation a toujours lieu dans la corne droite. Peut-être aussi faut-il attribuer dans ce cas la différence entre les deux cornes à l'influence d'une gestation antérieure. Ici en effet nous n'avons plus affaire à un utérus vierge, comme dans les cas précédemment décrits.

Le second sujet (Pièce D ; — fig. 5) présentait un seul ovisac à l'état de maturité, dans l'ovaire gauche ; l'autre ovaire ne renfermait que de jeunes ovisacs ; ni l'un ni l'autre, de corps jaune. La figure 5 représente une coupe transversale de la corne droite, pour montrer l'hypertrophie de la muqueuse et de ses glandes (comparer avec la figure 2, qui est également au grossiss. de 26 fois). La cavité utérine ne renfermait aucun spermatozoïde. Nous possédons deux autres sujets en tout semblables à celui que nous venons de décrire, mais dans l'utérus desquels on trouvait encore des spermatozoïdes ; l'un (Pièce E) avait été capturé dans le midi de la France le 11 mars, l'autre (Pièce F) à Paris au début d'avril. Ces deux sujets, qui avaient été pris volant autour des habitations, à des moments où la température était très douce, rentrent évidemment dans la règle générale des conditions génitales des chauves-souris. Ce sont des femelles qui s'étaient accouplées avant l'hiver, et qui, par suite d'un réveil précoce, avaient laissé échapper par la vulve la plus grande partie du sperme contenu dans l'utérus. Mais le sujet qui a donné la figure 5 ne paraissait pas avoir subi d'accouplement, vu l'absence de toute trace de spermatozoïde dans la cavité aussi bien que dans les glandes utérines. C'est sans doute un sujet qui aurait pu être fécondé par un accouplement printanier, puisque parfois l'accouplement a encore lieu à cette époque [1].

1. Il est bien évident que le seul moyen de trancher les diverses questions accessoires dont nous venons de parler sera de recueillir des chauves-souris pendant toute une année. C'est ce que nous nous proposons de faire. Alors nous pourrons suivre l'état des organes depuis un printemps jusqu'au printemps suivant, à la fois sur les femelles qui ont déjà mis bas, et sur les jeunes sujets d'une nouvelle génération. Mais nos premières récoltes n'ont été faites primitivement que dans l'intention d'étudier le placenta, et par suite n'ont eu lieu que de mars à fin mai. En étudiant ces pièces, nous avons été amené à étendre l'objet de nos recherches, et notamment à examiner les stades qui précèdent la gestation ; nous avons trouvé dans notre collection quelques pièces propres à cette étude ; nous les utilisons ici, sans nous dissimuler que si elles nous renseignent suffisamment sur l'état de l'utérus en dehors de la fécondation et de la gestation, elles sont insuffisantes pour résoudre toutes les questions relatives aux conditions si particulières de la vie génitale des chéiroptères.

En résumé, l'étude des femelles non gravides nous montre que l'utérus se prépare à la gestation par une hypertrophie notable, qui donne lieu à la production de nombreuses glandes en tubes contournés (fig. 5). Nous avons de même signalé la formation de nouvelles glandes utérines chez les carnassiers à l'époque du rut.

2° *De l'utérus et de l'œuf pendant que celui-ci est contenu dans l'oviducte.*

Nous possédons 6 sujets, chez chacun desquels un ovule a été trouvé dans le canal de l'oviducte; nous les décrirons en commençant par l'ovule le moins avancé dans sa segmentation, pour finir par celui qui, près d'arriver dans la corne utérine, est déjà presque au même état que les œufs les plus jeunes qu'on trouve dans cette corne.

I. La première de ces pièces (Pièce G) est d'un Murin recueilli en Touraine le 4 avril. L'utérus, débité en coupes longitudinales (coupes selon le plan transversal de l'animal), nous a donné, par reconstruction, la figure 6 (pl. I). On voit que l'utérus a augmenté de volume (comparer avec la figure 4) et que cette augmentation est plus prononcée pour la corne droite que pour la gauche. L'ovaire droit renferme un corps jaune; et c'est dans l'oviducte correspondant que se trouve l'œuf, au niveau de la jonction de la portion étroite et de la portion large de l'oviducte.

Cet œuf est celui qui nous a précédemment servi comme exemple de reconstruction d'un ovule en segmentation (voir ci-dessus la fig. IV). Le résultat de cette reconstruction est donné par la figure 9. On voit que cet œuf se compose de quatre segments : deux plus petits et plus clairs; deux plus gros et plus foncés [1]. D'après tout ce que nous savons sur la segmentation de l'œuf des mammifères et surtout d'après ce qui va suivre, nous pouvons donner aux segments clairs le nom de cellules ectodermiques, et aux segments foncés, celui de cellules endodermiques. L'œuf le plus jeune que nous ayons observé se composait donc de quatre cellules, deux ectodermiques et deux endodermiques.

1. Sur nos figures, nous avons exagéré et schématisé ces différences d'aspect entre les segments petits et clairs (cellules ectodermiques) et les segments plus foncés, plus granuleux (cellules endodermiques), et à cet effet nous avons, d'une manière conventionnelle, donné aux cellules ectodermiques un corps clair, avec un noyau foncé, et aux cellules endodermiques un corps foncé avec noyau clair, de façon à permettre de saisir au premier coup d'œil la manière dont se comportent ces cellules les unes vis-à-vis des autres dans les stades successifs que nous figurons.

Cet œuf présentait de plus, au niveau du plan de séparation entre les éléments ectodermiques et endodermiques, deux petits corps foncés (très colorés par les réactifs) que nous considérons comme deux globules polaires. Notons en passant que les ovules, dans ces premiers stades, pendant leur trajet dans l'oviducte, sont accompagnés de nombreuses cellules provenant de la membrane granuleuse (disque proligère dissocié); ces cellules sont toujours à une certaine distance de l'ovule; elles sont très petites, mais laissent bien distinguer un noyau et un mince corps protoplasmique autour de ce noyau. Au contraire les deux corpuscules, que nous avons représentés dans la figure 9, sont immédiatement accolés à l'œuf, dans un sillon de segmentation, et leur aspect est homogène; ce sont les raisons qui nous les font considérer comme des globules polaires.

II. La seconde pièce (Pièce H; — fig. 7, 10 et 11) est d'un Murin recueilli à Aiguesmortes le 25 avril. L'utérus a été débité en coupes transversales (selon le plan vertical antéro-postérieur de l'animal). Les premières coupes nous donnent l'ovaire et la trompe droite, et, par reconstitution, aboutissent à la figure 10, nous montrant un corps jaune dans l'ovaire droit, et un œuf dans l'oviducte correspondant. Cet œuf est situé dans le commencement de la portion étroite de l'oviducte. La figure 8, en A, représente une coupe de cette portion étroite, avec une des coupes de l'œuf inclus; en B (fig. 8), est une coupe de la portion large. Nous avons donné cette figure 8 pour montrer que l'oviducte a subi une hypertrophie notable, comparativement à son état primitif chez une femelle vierge (comparer avec la figure 3, en *a* et *b*, qui est également au grossiss. de 26 fois).

Parmi les coupes de la corne utérine droite, nous en représentons une (fig. 7) afin de montrer l'augmentation de volume de cette corne, l'hypertrophie de sa muqueuse et la disposition de ses glandes. On voit, par comparaison avec la figure 5, que la muqueuse s'est singulièrement épaissie, surtout dans la région opposée à l'insertion du mésomètre (partie supérieure de la fig.); par suite, la lumière du canal est devenue excentrique, plus rapprochée du bord mésométrique que du bord libre de l'utérus. Quant aux glandes, elles sont devenues plus nombreuses du côté mésométrique (partie inférieure de la fig.), et, par le fait de l'hypertrophie interstitielle de la muqueuse sur le côté opposé, ces glandes sont comme chassées

de cette région antimésométrique ou supérieure, et convergent vers la partie mésométrique ou inférieure, où elles tendent à venir toutes s'ouvrir. Ces dispositions sont à peine marquées sur la figure 7, mais deviennent bien sensibles quand on les a examinées à un stade plus avancé (voir fig. 22). Nous assistons donc, dans la figure 7, à la toute première apparition de dispositions très caractéristiques de la cavité utérine de gestation, à savoir la différenciation entre une partie antimésométrique ou supérieure, qui ne présentera plus d'ouvertures glandulaires (c'est elle qui donnera attache à l'ecto-placenta), et une partie mésométrique ou inférieure, où viennent s'ouvrir toutes les glandes, et où les embouchures de ces glandes donneront naissance, par la saillie des cloisons interposées, à une formation particulière, d'aspect villeux sur les coupes, formation au niveau de laquelle l'œuf ne contractera pas, ou seulement très tardivement, des adhérences avec le terrain maternel. De toutes nos coupes transversales d'utérus nous avons disposé les figures de manière que la région antimésométrique soit en haut, et la méso-métrique en bas, de sorte que nous pourrons désigner la première sous le nom de *supérieure*, la seconde sous celui d'*inférieure* (voir les fig. 22, 35, 72, etc.). En même temps, nous avons orienté ces figures de manière que la face antérieure de l'utérus soit à droite, la face postérieure à gauche. Aussi sera-t-il facile de constater que la face antérieure devient plus bombée, plus saillante, que la pos-térieure, à mesure que se gonfle la corne utérine en gestation. Le bord libre, supérieur, ou antimésométrique de la corne, est tou-jours remarquable, sur les coupes, par la présence d'une saillie en éperon qui correspond à l'existence, en cette région, de deux ou trois gros vaisseaux parcourant longitudinalement le bord libre de l'utérus.

L'œuf de cette pièce était remarquable par ce fait que deux de ses segments présentaient d'admirables figures de caryocinèse. Après reconstruction, il nous a donné la figure 11 (pl. I) qui diffère de la figure 9 en ce que les deux cellules ectodermiques, au lieu d'être à l'état de repos, sont toutes deux en voie de se diviser. Rien de sem-blable dans les deux cellules endodermiques. La segmentation marche donc plus vite pour les cellules ectodermiquesque pour les endoder-miques, conformément à ce qui est connu chez les autres animaux.

Les coupes de l'oviducte et de l'ovaire gauche de ce sujet ne nous ont montré ni œuf ni corps jaune.

III. La troisième pièce (Pièce İ; — fig. 12) est d'un Murin recueilli en Touraine le 4 avril (comme la première pièce, celle des fig. 6 et 9). Nous n'avons pas jugé nécessaire de figurer une reconstitution de cet utérus débité en coupes transversales, et nous avons seulement représenté l'ovule; mais avant d'en faire l'étude, signalons le fait suivant : cet œuf est dans l'oviducte gauche, vers le milieu de sa portion étroite; l'ovaire gauche présentait un corps jaune. Rien dans l'ovaire ni dans l'oviducte droits. Et cependant, des deux cornes utérines, c'était la droite qui était la plus hypertrophiée. C'est qu'en effet, comme nous pourrons le conclure après d'autres exemples, c'est toujours dans la corne droite qu'a lieu la gestation, de quelque ovaire que provienne l'ovule.

Cet ovule, une fois reconstitué (fig. 12), nous présente encore deux cellules endodermiques seulement; quant aux cellules ectodermiques, on peut dire qu'elles sont au nombre de trois, ou au nombre de quatre, car l'une des trois est presque arrivée aux dernières phases de sa division caryocinétique. On voit que les dispositions sont telles que ces cellules ectodermiques, dont la multiplication est en avance sur celle des endodermiques, se disposent déjà de manière à s'étendre sur l'ensemble de ces dernières, de façon à les recouvrir, les envelopper. Sur cet œuf en segmentation nous avons encore retrouvé nettement deux globules polaires, alors que nous n'en avions pas vu sur l'œuf de la figure 11, moins avancé cependant dans son développement.

IV. La quatrième pièce (Pièce J̇; — fig. 13 et 14) est d'un Murin recueilli en Touraine le 4 avril. Débitée en coupes transversales (perpendiculairement à l'axe des cornes utérines), cette pièce nous a présenté un corps jaune dans l'ovaire droit, et un œuf dans l'oviducte correspondant. La reconstitution de ces annexes de l'utérus nous donne la figure 13, dans laquelle on voit que l'œuf était arrivé dans la portion étroite de l'oviducte. En reconstituant l'œuf lui-même d'après ses coupes, nous obtenons la figure 14, qui n'est pas une reconstitution complète, car, pour plus de clarté, nous avons dû négliger de représenter une cellule endodermique qui se trouverait derrière (plus profondément) celle qui occupe ici le milieu de la figure; et peut-être aussi avons-nous laissé échapper une cellule ectodermique sur ce même côté de l'œuf. C'est-à-dire que le nombre des segments devient déjà assez élevé pour qu'il y ait presque plus d'avantage à représenter une coupe qu'à faire une reconstruction.

On voit en effet que cet œuf est composé d'au moins dix cellules, dont quatre endodermiques et six ou sept ectodermiques. Le fait essentiel est que les éléments ectodermiques se disposent très nettement sur la masse formée par les endodermiques, et les couvrent ici d'une sorte de calotte; des quatre cellules endodermiques, deux sont dans le centre de l'œuf, et deux seulement appartiennent à sa surface. Il y a épibolie de l'ectoderme, et embolie de l'endoderme.

V. La cinquième pièce (Pièce K) est d'un Murin récolté à Avignon le 8 mai. La pièce a été débitée en coupes longitudinales de l'utérus, c'est-à-dire en coupes selon le plan transversal du corps de l'animal, et c'est cette pièce que nous avons précédemment choisie comme exemple de reconstruction (voir les fig. I, II et III dans le texte). On voit donc, par la figure III, que ce sujet contenait un œuf arrivé dans la partie interne de l'oviducte droit, tout près de son embouchure dans la corne utérine; l'ovaire droit présentait un corps jaune. Quant à l'ovule, il n'y avait pas lieu de procéder à sa reconstruction, vu le trop grand nombre de ses segments; nous nous contentons donc de figurer une coupe (fig. 15). On voit que les cellules ectodermiques recouvrent de plus en plus les endodermiques, ou, en d'autres termes, que l'embolie de celles-ci est de plus en plus prononcée, puisque sur cette coupe il y a quatre éléments endodermiques qui sont dans le centre de l'œuf, et deux seulement qui sont à sa surface. En comptant les cellules présentes sur cette coupe, on pourrait être étonné de trouver un nombre égal d'éléments ectodermiques et d'endodermiques; mais il faut tenir compte qu'il s'agit d'une coupe passant ici à peu près par le centre de l'œuf, c'est-à-dire en pleine masse endodermique; les coupes qui précèdent et celles qui suivent celles-ci montrent un moins grand nombre de cellules endodermiques, et les coupes de la superficie (les premières et les dernières de la série) ne montrent que des cellules ectodermiques.

VI. La sixième et dernière pièce (Pièce L; — fig. 16 et 17) est d'un Murin recueilli à Aiguesmortes le 25 avril. Débité en coupes longitudinales, l'utérus nous a donné, par reconstruction, la figure 16. On voit que le corps jaune est dans l'ovaire gauche, et l'ovule dans l'oviducte correspondant, comme pour la pièce n° III (fig. 12), et que, comme précédemment, c'est cependant la corne droite qui est la plus hypertrophiée, c'est-à-dire qui se prépare à

la gestation. Nous reviendrons plus loin sur ce fait que la gestation a toujours lieu dans la corne droite, de quelque ovaire que provienne l'œuf. — Quant à l'œuf de cette pièce, une coupe en est donnée dans la figure 17. On voit qu'il est très analogue au précédent (fig. 15), un peu plus avancé seulement, vu le nombre plus grand de ses cellules; l'un des éléments ectodermiques de cette coupe présente une figure caryocinétique très nette.

Comme les œufs les plus jeunes rencontrés dans l'utérus ne diffèrent que très peu de ceux que nous venons de voir à l'extrémité interne de l'oviducte, nous passerons immédiatement à leur description, remettant à plus tard les considérations d'ensemble sur ces états primitifs de l'œuf en segmentation. Nous ferons seulement remarquer ici que, dans les six observations qui précèdent, il ne nous a pas été donné de rencontrer un seul œuf dans la première portion (portion large de l'oviducte), ni un œuf aux tout premiers stades de la segmentation (notre œuf le plus jeune, fig. 9, a déjà quatre segments). Sans doute, le début de la segmentation a lieu dans la portion large de l'oviducte, et la progression de l'œuf est très rapide dans cette portion large.

3° *Œufs libres dans l'utérus.*

Nous étudierons ici l'état de l'œuf et de l'utérus alors que l'œuf se trouve arrivé dans la corne utérine, mais ne contracte encore aucune adhérence avec la paroi de celle-ci. Nous possédons six sujets chez chacun desquels un œuf est présent dans la cavité utérine, œuf encore assez petit pour être libre et flottant dans la lumière de la cavité, sans arriver au contact de ses parois.

I. La première pièce (Pièce M) est d'un Murin récolté à Avignon le 8 mai. Débité en coupes longitudinales, cet utérus nous a donné par reconstruction une figure en tout analogue à la figure 19 (qui est d'un autre Murin, la pièce suivante), avec cette différence que le corps jaune est sur l'ovaire gauche. Quant à l'œuf, il est dans la corne droite, non vers son extrémité externe (comme dans la fig. 19), mais plus près du lieu de réunion des deux cornes (comme, par exemple, dans la fig. 23). Il s'agit donc évidemment d'un œuf qui provient de l'ovaire gauche, qui a suivi l'oviducte gauche, et qui, arrivé dans la corne utérine gauche, a parcouru tout le canal de celle-ci pour arriver dans la corne droite, la seule qui,

par son degré d'hypertrophie, se montre préparée à être le siège de la gestation. Ce long trajet a dû s'effectuer rapidement, car cet œuf n'est guère plus avancé dans son développement que ceux que nous avons trouvés dans la partie interne de l'oviducte. C'est ce que montre la figure 18 qui est une coupe de cet œuf.

II. La seconde pièce (Pièce N) est d'un Murin récolté dans la grotte des Baux, près d'Arles en Provence, le 1er mai. L'utérus reconstitué nous donne la figure 19, où nous voyons un corps jaune dans l'ovaire droit, et un œuf dans la corne utérine droite, vers la jonction de son tiers externe avec son tiers moyen. Une coupe de cet œuf, au grossissement de 400, est reproduite dans la figure 20. Ici, l'enveloppement des cellules endodermiques par les cellules ectodermiques est très avancé et très net; la masse endodermique ne prend part à la formation de la surface de l'œuf que sur une étendue très réduite, un tiers environ, et non la moitié comme dans les stades précédents (fig. 18). La corne utérine droite est remarquablement hypertrophiée. Nous décrirons l'état de ses glandes et de sa muqueuse à ce stade, à propos de l'une des pièces suivantes.

III. La troisième pièce (Pièce O) est d'un Murin récolté à Aiguesmortes le 25 avril. Débité en coupes longitudinales et reconstitué, l'utérus nous a donné une figure en tout identique à la figure 19, appartenant à la pièce précédente. L'ovaire droit renferme un corps jaune, et la corne utérine droite présente un ovule placé exactement comme sur la figure 19, peut-être un peu plus près de l'axe médian (environ dans le tiers moyen de la corne).

Examiné à un fort grossissement, l'œuf nous présente des dispositions peu claires au premier abord, mais qu'une étude attentive permet d'interpréter. Les premières coupes ne nous montrent que des cellules ectodermiques (fig. 21, A); puis viennent des coupes (non figurées) qui montrent une masse endodermique enveloppée complètement de cellules ectodermiques; et enfin les dernières coupes présentent une masse de trois ou quatre cellules endodermiques coiffées d'une calotte de cellules ectodermiques (fig. 21, B). Or il est évident qu'un œuf, non fixé encore dans l'utérus, mais roulant dans sa cavité, ne sera pas toujours entamé par les coupes assez heureusement pour que le plan de section aille directement du centre du pôle ectodermique au centre du pôle endodermique

(ligne AB, sur la fig. IX, ci-dessous). Sur quelques-uns des œufs précédemment étudiés les coupes étaient certainement parfois légèrement obliques, mais si légèrement (comme par exemple la ligne A′B′, fig. IX) que nous avons pu négliger ce détail, tout en nous en rendant parfaitement compte sur la série des préparations. Mais si le plan de la coupe devient très oblique (très incliné par rapport à la ligne AB), les préparations obtenues montrent des dispositions qu'il faut interpréter et qui le seront facilement d'après le schéma de la figure IX. On voit que, si ces coupes obliques ont débité l'œuf en allant du pôle ectodermique au pôle endodermique, les premières préparations ne nous donneront que des cellules ecto-

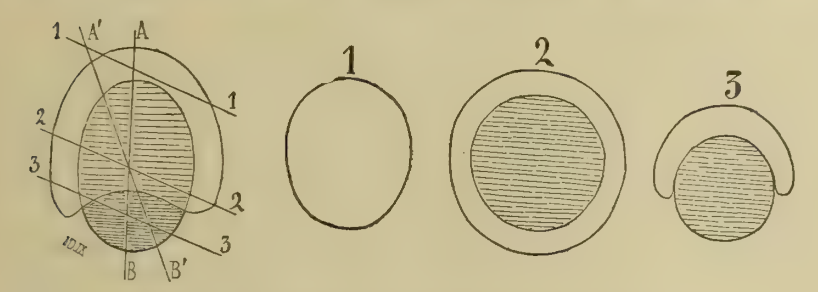


Fig. IX. — Schémas pour l'interprétation des coupes obliques de l'œuf (fig. 21, B et A, de la planche I). — La masse endodermique est seule ombrée ; — schémas 1, 2, 3, coupes selon les lignes 1, 2, 3 (voir le texte).

dermiques (fig. IX en 1, coupes selon la ligne 1,1); puis viendront des préparations montrant une masse endodermique enveloppée complètement par l'ectoderme (fig. IX, en 2, coupes selon la ligne 2, 2); et enfin les dernières coupes donneront une masse endodermique composée de peu de cellules et recouverte d'une petite calotte ectodermique (fig. IX, en 3, coupe selon la ligne 3,3). Le danger serait de prendre une coupe de ce genre (fig. 21, B) pour un œuf semblable à celui de la figure 14, c'est-à-dire peu avancé dans sa segmentation, tout au début de l'épibolie ectodermique. On tomberait dans cette erreur, et pourrait croire trouver dans l'utérus un œuf aussi jeune, si de cet œuf on ne possédait que la préparation représentée dans la figure 21, B; mais par le fait même qu'on possède la série des coupes, il est facile de faire l'interprétation exacte. On voit donc que cette troisième pièce se ramène à peu près à celle de la figure 20, et fait double emploi avec elle. Mais nous devions la décrire précisément parce qu'elle donne

lieu à une étude critique intéressante, montrant que, par l'emploi des coupes sériées, les préparations même les plus défavorables peuvent toujours être interprétées, c'est-à-dire utilisées.

Sur la figure 21, B, on voit (en x) une cellule centrale représentée avec les caractères d'une cellule ectodermique. C'est qu'il n'est pas toujours facile, surtout sur ces coupes obliques, de bien faire la distinction des deux ordres de cellules.

IV. La quatrième pièce (Pièce P) est d'un Murin récolté en Touraine le 4 avril. L'état de l'utérus était le même que celui représenté, pour une pièce précédente, dans la figure 19. Mais le corps jaune était dans l'ovaire gauche, et l'œuf dans la corne droite, au niveau de son tiers interne.

La figure 24 représente, avec une rigoureuse exactitude, une coupe médiane de cet œuf, c'est-à-dire une coupe qui d'après l'étude de la série nous a paru passer exactement par le centre du pôle ectodermique et par le centre endodermique. Les dispositions des cellules, vu l'importance des interprétations qui en pourront résulter, méritent d'être étudiées avec soin. On voit d'abord que l'ectoderme a presque complètement enveloppé la masse des cellules endodermiques. Il ne reste plus (en P) qu'un petit orifice (*blastopore*) à la couche ectodermique; mais les cellules endodermiques ne font pas saillie dans cet orifice ; elles semblent se retirer dans l'intérieur de l'œuf. C'est que, en effet, second point à noter, l'ectoderme, en enveloppant la masse endodermique, ne reste plus étroitement appliqué sur elle ; il s'en sépare, en achève l'enveloppement à distance, et le blastopore pourra se fermer sans que les lèvres de son orifice rencontrent entre elles des éléments endodermiques. L'adhérence intime entre l'ectoderme et la masse endodermique, troisième et dernier point à noter, n'est conservée que sur le pôle supérieur de l'œuf, c'est-à-dire au centre de ce que nous avons appelé le pôle ectodermique. Sur le côté de l'œuf, il n'y a pas d'adhérence continue entre l'octoderme et l'endoderme, mais seulement persistance de petits tractus protoplasmiques allant des cellules endodermiques à la surface interne de l'ectoderme ; sur quelques coupes ces tractus sont plus nombreux et plus accentués que sur la coupe qui a donné la figure 24.

V. La cinquième pièce (Pièce Q) est d'un murin récolté à Aiguesmortes le 29 avril. Le corps jaune était dans l'ovaire droit; l'œuf dans la corne utérine droite (tiers interne). Cet œuf n'était

plus sphérique; probablement l'était-il avant l'action du réactif fixateur, mais sur la pièce débitée en coupes il a une forme allongée avec un gros bout et un petit bout. Libre dans la cavité de la corne droite, il est vers le tiers moyen de cette corne et son grand axe obliquement dirigé, de sorte que le gros bout de l'ovoïde regarde en haut et en dehors. La figure 26 représente, à un grossissement de 100 fois, cet œuf en place : en S est la paroi supérieure, en I la paroi inférieure de la corne utérine, qui est vue ici en coupe longitudinale (comparez avec une coupe transversale donnée dans la figure 28).

Nous devons donner ici quelques détails sur l'épithélium de ces parois utérines, car il se présente à ce stade dans un état encore assez semblable à celui qui le caractérise dans tous les stades précédents, mais dès ce moment cet état va se modifier, au moins dans certaines régions. Cet épithélium est formé de belles cellules cylindriques. Dans tous les stades précédents (par exemple ceux des figures 16 et 19), cet épithélium est vibratile sur toute son étendue. Ce n'est pas à dire que, sur nos coupes de pièces durcies en totalité, on reconnaisse distinctement et puisse compter les cils implantés sur le côté libre de la cellule; mais cette face de la cellule épithéliale présente un contour indécis, formé comme d'un feutrage de courts filaments irrégulièrement agglomérés; au contraire l'épithélium des conduits des glandes est limité, à sa surface interne, par une ligne très nette. L'étude comparée de ces épithéliums, et celle de quelques rares points où les cils vibratiles sont bien nets, nous permet de conclure que l'épithélium de revêtement de la cavité utérine est muni de cils vibratiles dans tous les stades que nous venons d'étudier. Mais, avec le stade actuel, c'est-à-dire avec la pièce des figures 25 et 26, cette disposition commence à se modifier : sur l'épithélium de la paroi inférieure de la corne (I, fig. 26), au niveau des saillies villeuses qui séparent les embouchures des glandes, on trouve encore des aspects qui indiquent la présence de cils vibratiles; mais sur la paroi supérieure (en S, fig. 26) toute trace de ces cils a disparu. Nous donnons, dans la figure 27, un dessin de cet épithélium de la paroi supérieure, afin de bien préciser son état actuel, car la perte des cils prélude à une modification bien plus accentuée, qui va apparaître dès la pièce suivante (fig. 31) et qui aboutira finalement à sa résorption complète.

Quant à l'œuf de cette pièce, la figure 25 en donne la constitution

mieux que toute description détaillée. La surface de cet œuf est entièrement formée par l'ectoderme, disposé en une couche unique de cellules; il est creux, et une partie seulement de sa cavité est occupée par une masse endodermique; cette masse endodermique adhère à la face interne de l'ectoderme sur une étendue peu considérable, et cette adhérence a lieu dans la région qui, sur cet œuf déformé par les réactifs, représente le gros bout de l'ovoïde, région que, vu ses rapports ultérieurs, nous pourrons appeler la face supérieure (antimésométrique) de l'œuf.

VI. La sixième et dernière pièce (Pièce R) est d'un murin récolté en Touraine le 4 avril. Débité en coupes transversales, cet utérus a montré, dans l'ovaire droit, un corps jaune, et d'autre part un ovisac volumineux, à maturité, mais en voie d'atrésie. Dans la corne utérine droite, au niveau de son tiers interne, était un œuf très semblable à celui de la pièce précédente. Nous devons étudier successivement la paroi utérine, au niveau de l'œuf, et l'œuf lui-même.

La cavité utérine, au niveau de l'œuf, est représentée, à un grossissement de 100 fois, dans la figure 28. On voit bien maintenant, dans les parois de cette cavité, les modifications dont nous avons signalé les premiers débuts, en décrivant la figure 7. Un contraste frappant existe entre la paroi supérieure qui est lisse, sans ouverture de glandes, et la paroi inférieure, où les glandes utérines viennent s'ouvrir en abondance, de grosses saillies villeuses proéminant entre leurs orifices. Nous emploierons désormais l'expression de *saillies villeuses interglandulaires*, de *masse villeuse* ou *coussin villeux* pour désigner ces saillies ou leur ensemble. Or, sur ces saillies villeuses l'épithélium a maintenant perdu ses cils vibratiles (fig. 30), qu'il possédait encore sur la pièce précédente (voir la description de la fig. 26). Quant à l'épithélium de la paroi supérieure de la corne utérine, lequel dans la pièce précédente avait perdu déjà ses cils vibratiles, mais était encore formé de belles cellules cylindriques (voir fig. 27), il a subi actuellement des modifications plus profondes. A un grossissement relativement faible, dans une vue d'ensemble (fig. 26), il semble former un revêtement simple et mince de cellules plates, à noyaux bien accentués. A un fort grossissement (fig. 31) on reconnaît que ces cellules ont perdu leur individualité; elles se sont fusionnées en une mince couche d'aspect homogène, vitreux, régulièrement semée

de noyaux, ovoïdes sur la coupe, c'est-à-dire aplatis dans le sens de la surface, et ces noyaux ont pris eux-mêmes un aspect homogène; ils se colorent fortement par l'hématoxyline ou la safranine, mais, au lieu de nucléoles et de filaments ou grains chromatiques, ils ne montrent plus qu'une masse homogène, un peu plus foncée sur les bords que dans le centre. Par toutes nos études antérieures sur les rongeurs et les carnassiers, nous reconnaissons ici les transformations d'un épithélium utérin qui va disparaître. Pour montrer, par comparaison, les diverses formes épithéliales qu'on rencontre à ce moment dans l'utérus, nous avons, sur la planche I, représenté l'épithélium des saillies villeuses interglandulaires (fig. 30), c'est-à-dire de la paroi inférieure de la cavité de la corne, l'épithélium atrophié de sa paroi supérieure (fig. 31), et enfin l'épithélium d'un tube glandulaire (fig. 29).

L'œuf de cette pièce est très analogue à celui de la pièce précédente. Il est également allongé, ovoïde (fig. 32); avec une grosse extrémité qui, sur la coupe d'ensemble, est dirigée directement en haut (vers la paroi supérieure de la corne, fig. 28), et une petite extrémité dirigée directement en bas (vers le coussin villeux). Nous pensons qu'ici encore cette forme résulte de l'action des réactifs, et que probablement l'œuf vivant était sphérique. Il est creux, c'est-à-dire formé d'une couche ectodermique superficielle, et renferme, dans la partie supérieure de sa cavité, une masse endodermique pleine. Cette masse endodermique adhère à la face interne de l'ectoderme sur une étendue plus considérable que dans la pièce précédente (comparer les fig. 32 et 25); elle est en même temps plus homogène, plus ramassée sur elle-même, c'est-à-dire que les cellules de sa surface libre ne présentent plus trace de prolongements qui les rattacheraient plus ou moins directement à l'ectoderme, ainsi que nous l'avons décrit à propos de la figure 24, et qu'on le voit très légèrement indiqué sur la figure 25.

4° Premières adhérences de l'œuf à l'utérus.

Sous ce titre nous décrirons l'état de l'utérus et de l'œuf, alors que celui-ci, formé seulement encore d'un feuillet ectodermique et d'une masse endodermique, commence à remplir la partie du canal utérin où il s'arrête, et se fixe, par simple adhérence, à la paroi supérieure de ce canal. Nous ne possédons de ce stade que deux pièces, donnant des œufs presque identiques; mais l'une est un

utérus débité en coupes transversales, l'autre un utérus en coupes longitudinales.

I. La première (Pièce S ; — fig. 22 et 33) est d'un murin récolté en Touraine le 4 avril. Les coupes transversales nous ont montré un corps jaune dans l'ovaire gauche et un œuf dans la corne droite, au niveau de la jonction de son tiers interne avec son tiers moyen.

La figure 22 représente la coupe de cette corne droite au niveau de l'œuf. Elle montre bien l'hypertrophie de la muqueuse utérine, aboutissant aux dispositions dont nous avons signalé le premier début à propos de la figure 7. Ces modifications sont les suivantes : la muqueuse s'est très épaissie; mais sa lumière n'a pas augmenté de diamètre; elle est plutôt rétrécie; les glandes viennent s'ouvrir uniquement sur la paroi inférieure de cette cavité, de sorte que celles qui appartiennent aux parties latérale et supérieure (anti-mésométrique) de la muqueuse, décrivent un trajet courbe pour venir s'ouvrir sur cette paroi inférieure, où est nettement distincte maintenant la formation dite *coussin villeux* (saillies villeuses inter-glandulaires).

La figure 33 reproduit, à un grossissement de 400 fois, l'œuf et la cavité utérine de cette pièce. Pour la cavité utérine, il faut signaler l'état de son épithélium. En bas, sur les saillies villeuses interglandulaires, cet épithélium est formé de belles cellules cylindriques; en haut, au contraire, sur la paroi supérieure, l'épithélium n'est plus représenté que par un liseré amorphe extrêmement fin, semé de quelques rares noyaux plats (ovoïdes sur la coupe), noyaux d'aspect foncé homogène. C'est à ce niveau que l'œuf est en contact intime avec la surface utérine; c'est à ce niveau que se développera l'ectoplacenta. La paroi supérieure de la cavité utérine peut donc être encore dite paroi ou région placentaire, ainsi que nous le verrons plus loin. Sur les parties latérales de la figure 33 on voit les formes graduelles de transition entre l'épithélium cylindrique, à longues cellules, du coussin villeux, et l'épithélium atrophié, en voie de disparition, de la région supérieure ou placentaire.

L'œuf est aplati de haut en bas, changement de forme qui est sans doute de peu d'importance, au moins sur les coupes transversales, car cette forme ne se maintiendra pas toujours dans les stades suivants, et nous ne disposons pas de pièces assez nombreuses pour juger si la forme actuelle est normale ou accidentelle. Cet œuf est

encore composé uniquement d'un ectoderme, et d'une masse endodermique pleine. L'ectoderme est formé de cellules qui, par places, sont plutôt cylindriques que cubiques, et tendent à se disposer sur deux rangs. Ces deux détails sont particulièrement accentués sur la paroi inférieure de l'œuf, celle qui répond au coussin villeux. L'endoderme forme une masse pleine, mais qui commence à s'aplatir, à s'étaler, en partant de sa région d'adhérence à l'ectoderme, pour se disposer ultérieurement en un feuillet endodermique revêtant la face interne de l'ectoderme.

II. La seconde pièce (Pièce T; — fig. 23 et 34) est d'un murin récolté à Avignon, le 8 mai. La figure 23 représente, après reconstruction, une vue d'ensemble de l'utérus et des annexes, à un grossissement de neuf fois, comme les figures 1, 4, 6, 16 et 19. On remarquera donc que cet utérus, quoique à un état de gestation plus avancée que celui de la figure 19, est moins volumineux que celui-ci. Ce sont là des différences individuelles qui font que, malheureusement, on ne peut pas juger de la période de gestation où est arrivé un utérus de murin, d'après son volume. Il faut couper un grand nombre de pièces, puis les sérier d'après l'état de l'œuf, puisqu'on ne peut connaître la date de la gestation, et que l'aspect extérieur de la pièce ne donne pas non plus de renseignements. En tout cas on voit, sur cette figure, que, selon la règle absolue, la corne droite est beaucoup plus hypertrophiée que la gauche. Sur ce sujet, conformément au cas le plus général, mais qui comporte bien des exceptions, c'est dans l'ovaire droit que se trouve le corps jaune.

L'œuf, avec les parois de la cavité utérine, est représenté dans la figure 34, et les dispositions des parties sont si semblables à ce que nous avons vu pour la figure 33, que nous nous abstiendrons de toute description. Nous ferons seulement remarquer que la prédominance de dimension de l'œuf dans le sens transversal nous paraît ici chose normale; nous verrons en effet que cette forme subsistera dans les stades suivants, c'est-à-dire que, sur les coupes longitudinales de l'utérus, nous trouverons toujours l'œuf allongé, son plus grand diamètre correspondant à l'axe du canal utérin. L'œuf a donc dès ce moment deux bouts, l'un interne, dirigé vers la partie médiane de l'utérus, l'autre externe, dirigé vers l'ovaire droit, puisque la gestion a toujours lieu, nous le confirmerons, dans la corne droite. De ces deux bouts, l'un correspondra à la tête, l'autre à la région caudale de l'embryon; mais ce n'est que dans les stades

suivants que nous pourrons établir quel est le bout céphalique et quel est le bout caudal. S'il nous arrivait d'établir que la tête est toujours à droite (vers l'ovaire droit), il en résulterait que, d'après la figure 34, l'étalement de la masse endodermique, qui va s'étendre sur la face interne de l'ectoderme et la revêtir d'un feuillet endodermique, il en résulterait, disons-nous, que cet étalement commencerait par la future région céphalique. C'est une question que nous verrons à trancher ultérieurement.

5° ***Résumé et signification des faits précédents.***

Les faits que nous avons à résumer et interpréter se rapportent : à l'utérus ; à la question de la gestation unilatérale et de la provenance de l'ovule (ovaire droit et gauche) ; et enfin à l'évolution de l'œuf (segmentation et gastrulation).

a. Utérus. — Les modifications de l'utérus se rapportent à sa *forme* et à la *constitution de sa muqueuse.*

La *forme* de l'utérus, chez la femelle vierge, est celle d'un utérus bicorne, dont les deux cornes sont égales ; à l'époque de la maturité sexuelle (fig. 4), ces deux cornes se dilatent, avec une légère prédominance de volume de la corne droite sur la gauche. Après la fécondation, pendant que l'œuf parcourt l'oviducte, l'utérus augmente notablement de volume (fig. 6 et 16), et la prédominance de la corne droite sur la gauche s'accentue de plus en plus; c'est la corne droite qui se prépare à la gestation, et c'est en elle en effet que vient s'arrêter et se fixer l'œuf (fig. 19, 23).

L'étude de la *constitution* de l'utérus nous montre que ces changements de forme sont dus principalement à l'hypertrophie de la muqueuse et de ses glandes. Cette hypertrophie porte, selon les régions, inégalement sur les glandes et sur les cellules conjonctives qui leur sont interposées; sur une coupe transversale de la corne droite on voit (fig. 2, 5, 7, 22) que dans la région antémésométrique (région supérieure) les glandes deviennent de plus en plus rares, malgré l'épaisseur énorme de la formation composée de cellules conjonctives (fig. 22) ; et que dans la région mésométrique au contraire les glandes prédominent, et viennent toutes s'ouvrir sur la portion correspondante de la lumière du canal. Par suite cette lumière, c'est-à-dire la surface de la cavité utérine, est très différente dans la région supérieure, où la surface est lisse, régulière, sans saillies ni dépressions, et dans la région inférieure, où elle est

criblée d'orifices glandulaires, et hérissée de saillies villeuses interposées à ces orifices (fig. 22 et 28). L'ensemble de ces saillies forme un *coussin villeux*, sur lequel reposera l'hémisphère inférieur de l'œuf, sans y contracter d'adhérences.

L'épithélium de la muqueuse utérine est primitivement formé de cellules cylindriques à cils vibratiles. Dès que l'œuf arrive dans l'utérus, cet épithélium perd ses cils vibratiles, d'abord dans la région supérieure, puis dans la région inférieure (coussin villeux); puis, presque aussitôt, les cellules épithéliales de la région supérieure s'atrophient en une couche mince, homogène, semée de noyaux (fig. 28 et 31); et enfin, lorsque l'œuf contracte ses *premières adhérences*, c'est sur cette région supérieure, dont l'épithélium n'est plus représenté que par quelques rares noyaux plats semés dans un liseré extrêmement mince (fig. 33 et 34). Bientôt, disons-le par avance, ces dernières traces d'épithélium utérin disparaîtront, et l'œuf contractera avec la muqueuse utérine ses *premières connexions* grâce aux végétations ectodermiques qui donneront naissance à une formation ectoplacentaire. Ainsi, sur le murin, comme chez les Rongeurs et les Carnassiers, il n'y a plus à parler, malgré les affirmations réitérées de Strahl, d'une persistance de l'épithélium utérin, ni par suite de sa participation à la formation du placenta.

b. Gestation uni-latérale, ovulation bilatérale. — Dans quelle corne a lieu la gestation? De quel ovaire provient l'ovule fécondé; c'est-à-dire dans quel ovaire trouve-t-on le corps jaune? telles sont les deux questions que nous devons résoudre et d'après les faits déjà exposés, et en donnant par avance les résultats de ceux qui le seront plus loin.

Nous dirons d'abord que la gestation a toujours, sans exception, lieu dans la corne droite [1]. Nous avons ouvert environ trois cents femelles de murin pleines; nous n'avons pas débité en coupes toutes

1. A cet égard, et pour ce qui est de l'orientation de l'embryon, les études qui vont suivre confirmeront en tous points les indications suivantes données par Emmert et Burgaetzy (*Op. cit.*, p. 29). « Nous n'avons jamais trouvé qu'un seul fœtus dans l'utérus, où du reste il ne semble pas y avoir de place pour un second. Presque toujours ce fœtus est orienté de telle sorte que son axe correspond à l'axe de la corne utérine, la tête étant dirigée à droite et un peu en avant, la région du bassin à gauche, en arrière et en bas, le dos de l'embryon est tourné vers le diaphragme de la mère. Dans quelques cas exceptionnels, nous avons vu la tête du fœtus dirigée du côté gauche de la mère. Il faut aussi faire remarquer que chez la plupart des murins le dos du fœtus est tourné du côté du placenta, tandis que chez les rhinolophes c'est la région ventrale. »

ces pièces, car souvent trente femelles d'un même envoi se trouvaient dans le même stade, c'est-à-dire avec un utérus d'égal volume pour toutes; mais à l'examen extérieur on pouvait reconnaître le siège de la gestation et nous avons toujours vu qu'il était dans la corne droite, et qu'il n'y avait qu'un seul fœtus. De même nous n'avons jamais trouvé qu'un seul corps jaune.

La gestation ayant toujours lieu à droite, l'ovule provient-il toujours de l'ovaire correspondant? Déjà les pièces que nous venons d'étudier, et qui ont été figurées dans la planche I, répondent négativement à cette question. En récapitulant ces pièces, et en y joignant un sujet débité en coupes et sur lequel nous avons trouvé un corps jaune dans l'ovaire droit, mais sans parvenir à retrouver l'ovule, nous arriverons au chiffre de quinze sujets, chez neuf desquels le corps jaune était à droite, et chez six seulement à gauche. Cette proportion est-elle confirmée par l'étude des pièces qui seront ultérieurement décrites? Nous ne pouvons dire avec une précision suffisante de quel côté étaient les corps jaunes sur trois cents femelles environ pour lesquelles nous avons, d'après l'aspect extérieur, jugé de la gestation dans la corne droite, car, pour la présence d'un corps jaune, nous ne nous en remettons qu'à l'examen microscopique de pièces débitées en coupes seriées. Ces dernières pièces sont actuellement au nombre de quatre-vingts (en laissant de côté les utérus vierges ou seulement en maturité sexuelle). Or sur ces quatre-vingts pièces, où la gestation était toujours à droite, cela va sans dire, quarante-neuf fois le corps jaune était à droite, et trente-neuf fois à gauche. On voit donc que l'ovule peut provenir presque indifféremment de l'un ou de l'autre ovaire, mais que cependant il y a une très légère différence en faveur de l'ovaire droit. Nous avons vu que lorsqu'il provient de l'ovaire gauche, il parcourt la corne gauche sans s'y arrêter, et atteint la corne droite pour s'y fixer [1].

1. Nous verrons que, chez le rhinolophe et la pipistrelle, c'est encore à droite qu'a toujours lieu la gestation. Bien plus, A. Robin (*Op. cit.*, p. 156), sur trois roussettes pleines, a encore trouvé le fœtus dans l'utérus droit. Or chez la roussette l'utérus est parfaitement double (avec double col, et deux orifices utéro-vaginaux indépendants). Or dans ces derniers cas, dit-il, il semble évident que l'œuf ne pouvait provenir que de l'ovaire correspondant, car on ne peut concevoir comment l'œuf passerait de l'un des utérus dans l'autre.

Quant à la raison pour laquelle la gestation a toujours lieu à droite, A. Robin en donne l'explication suivante. « Ce fait, dit-il (*Op. cit.*, p. 156), résulte de la disposition de l'intestin. La masse intestinale est en effet entourée en haut, du côté droit, et en bas par le duodénum et par la lame mésentérique qui le soutient; elle est par con-

c. Gastrulation chez le Murin. — Les transformations que nous avons décrites dans l'œuf représentent essentiellement les phases successives de la gastrulation, c'est-à-dire de la disposition des cellules de segmentation en un feuillet externe ou ectoderme, et un feuillet interne ou endoderme primordial.

A cet égard nos observations sont encore très incomplètes. Ainsi nous n'avons observé ni les phénomènes de la maturation de l'œuf, ni la fécondation, ni les premières phases de la segmentation. L'œuf le plus jeune qu'il nous ait été donné d'observer était déjà divisé en quatre segments. Mais il se trouve que précisément les recherches de Van Beneden ont porté sur ces premiers phénomènes, les ont complètement élucidés, et que nos propres observations viennent continuer cette étude à peu près précisément au point où il s'était arrêté. La maturation de l'œuf a lieu, d'après van Beneden [1], selon le processus généralement connu aujourd'hui pour les autres animaux, à savoir la production de globules polaires. La production du premier globule polaire, aux dépens de la vésicule germinative, a lieu lorsque l'œuf est encore dans l'ovaire. Peut-être ce premier globule polaire se divise-t-il en deux. Après l'ovulation, sur les œufs qu'on recueille dans l'oviducte, on trouve habituellement trois globules polaires, et, dans l'œuf, deux pronucléi, tantôt écartés l'un de l'autre, tantôt accolés l'un à l'autre. La fécondation se produit donc, comme chez tous les êtres, par la conjonction d'un pronucléus mâle et d'un pronucléus femelle.

Les premiers stades de la segmentation, observés par van Beneden, lui ont montré d'abord un œuf divisé en deux blastomères ou segments, l'un plus petit, l'autre plus gros, puis un œuf à trois blastomères (ce stade n'a pas été observé sur le Murin, mais

séquent libre et mobile dans toute cette partie; elle est au contraire fixée du côté gauche dans la région de l'estomac et du foie en haut, du rectum en bas. Refoulée, elle tendra donc nécessairement à se porter vers le côté gauche et à repousser l'obstacle à droite. » Nous avouons ne pas éprouver un grand enthousiasme pour cette tentative d'explication.

Dans cette unanimité des auteurs qui ont toujours constaté la gestation à droite, nous ne trouvons qu'un seul cas de discordance : « Sur 96 murins, dit Vogt (*Op. cit.*, congrès d'Alger), 22 étaient vierges, 73 portaient l'embryon dans la corne droite, *une seule dans la corne gauche* » (!?) — Les noctules paraissent, à divers points de vue, s'écarter des murins, rhinolophes et pipistrelles, qui ont été spécialement l'objet de nos observations. « Les noctules, dit Vogt, portent souvent deux embryons; sur douze femelles, cinq avaient deux embryons, six ne portaient que du côté droit, et une seule portait un embryon du côté gauche. »

1. Van Beneden et Ch. Julin, *Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf des Chéiroptères* (Arch. de Biologie, 1880, t. I, fasc. 3, p. 551).

seulement sur le *V. Mystacinus*), dont un plus gros et deux plus petits, et enfin un œuf à quatre blastomères, dont deux manifestement plus petits que les deux autres. Van Beneden n'est pas allé plus loin, du moins pour la segmentation, car ses autres observations se rapportent à des vésicules blastodermiques formées d'un feuillet ectodermique dont la cavité est occupée, sur un de ses points, par la masse cellulaire endodermique. Les phases observées par van Beneden vont donc jusqu'à la production de quatre segments, et c'est précisément avec un œuf à quatre segments (pl. I, fig. 9) que commencent les phases que nous avons pu étudier.

Nous pouvons donc, pour saisir d'un coup d'œil l'ensemble de ces deux séries de faits qui se font suite, tracer les schémas de la figure X. En A est l'œuf ovarien. En B est l'œuf à deux segments; nous croyons pouvoir considérer le petit segment comme la première sphère ectodermique, et le gros segment comme la première sphère endodermique; ces deux premières cellules seront l'origine de tous les futurs éléments ectodermiques d'une part, et de tous les endodermiques d'autre part. En C est l'œuf à trois segments, dont un gros, endodermique, et deux petits, ectodermiques. Pour ne pas multiplier à l'excès les figures, nous omettons le stade à quatre segments, et passons de suite à un schéma (en D), inspiré de la figure 12 (pl. I), où nous représentons, en coupe, quatre cellules ectodermiques, superposées à deux cellules endodermiques; la figure 12 (pl. I) donne la véritable disposition des éléments, disposition que nous schématisons un peu artificiellement ici, car la figure D pourrait aussi bien être donnée pour une coupe d'un œuf à quatre segments endodermiques et huit segments ectodermiques ou plus; mais de la disposition réelle des parties nous ne voulons retenir et figurer ici que ce double fait, soigneusement indiqué dans nos descriptions précédentes, à savoir que les cellules ectodermiques se divisent plus vite que les endodermiques, et que les premières, plus nombreuses, s'étalent graduellement à la surface de l'ensemble des secondes moins nombreuses. C'est ce qu'on suit sur la figure E (schématisant la figure 14, pl. I), puis sur la figure F (résumant les figures 15, 17, 18, 20 de la pl. I), et enfin sur la figure G (qui est la reproduction pure et simple de la figure 24, pl. I). Ici l'étalement des éléments ectodermiques sur les endodermiques est arrivé à recouvrir presque entièrement ces derniers, c'est-à-dire que l'ectoderme forme un revêtement sphérique,

presque complet, car il n'est incomplet que sur un espace très restreint, où l'ectoderme présente un orifice, le blastopore (en P). La fermeture de ce blastopore, avec dilatation de la sphère ectodermique, nous donne la figure H, qui n'est autre chose que les figures 25 et 32 (pl. I) ramenées à la forme sphérique, puisque la configura-

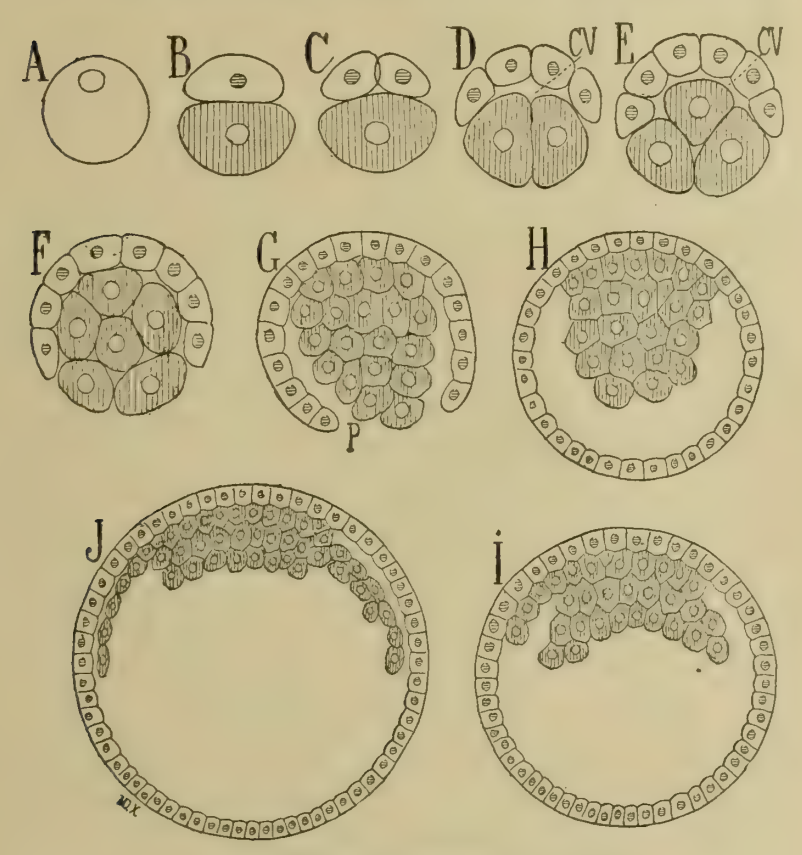


Fig. X. — Schémas de la gastrulation chez le Murin.

tion en ovoïde allongé nous a paru un résultat artificiel de l'action des réactifs. Puis, en I, nous voyons (d'après les figures 33 et 34 de la pl. I) la masse endodermique se ramasser et s'aplatir sur la portion de la face interne de l'ectoderme à laquelle elle adhère; c'est un premier acheminement vers l'étalement de cette masse en un feuillet endodermique qui doublera l'ectoderme, en revêtant graduellement sa face interne, en allant de son pôle supérieur à son pôle

inférieur, comme le montre le schéma J. Ce dernier schéma ne reproduit pas un état de choses que nous ayons directement observé; car, nous le dirons plus loin, nos observations présentent une lacune entre la dernière figure de la planche I et la première figure de la planche II; mais ce schéma J est entièrement légitime par ce que nous savons, pour le lapin par exemple, depuis les recherches de Bischoff jusqu'à celles de van Beneden, et pour les autres rongeurs d'après les travaux que nous avons exposés dans un mémoire précédent [1].

Or que nous montre l'ensemble des schémas de la figure X? Évidemment c'est un processus de gastrulation, c'est-à-dire de formation des deux feuillets primaires, l'ectoderme et l'endoderme. Cette gastrulation est celle, sauf une différence à préciser plus loin, que van Beneden a décrite chez le lapin sous le nom de *Métagastrula* [2], et qu'il a ensuite admise pour les Chéiroptères, d'après l'étude d'une vésicule blastodermique du Rhinolophe, vésicule formée d'une sphère externe d'ectoderme et d'une masse interne d'endoderme [3]. Or, depuis ses deux mémoires de 1880, van Beneden a abandonné sa conception de la métagastrula des mammifères. Nous devons déclarer purement et simplement que nous reprenons cette conception, et que nous nous préparons à la défendre.

Mais ce n'est pas ici que nous pouvons donner un exposé de cette question : d'une part, cette étude nous entraînerait très loin, et, d'autre part, ce n'est qu'après avoir examiné les phases ultérieures du développement du Murin que nous disposerons des éléments de démonstration fournis par ce mammifère. Nous prions donc le lecteur de considérer ce que nous venons d'en dire, ce que nous avons formulé par les schémas de la figure X, comme une sorte de communication préliminaire. Nous avions des œufs de Murins aux divers stades de la segmentation, il fallait les étudier en étudiant l'utérus; et cette étude faite pour chacun d'eux, il était

1. Voir *Le placenta des rongeurs*, p. 173 et figures XV, XVI, etc.

2. Ed. van Beneden, *La formation des feuillets chez le lapin* (Arch. de Biologie, 1880, t. I, fasc. I, p. 136).

3. Dans ses études sur les chauves-souris, van Beneden saute, vu les lacunes de ses observations, de l'état de l'œuf à quatre segments à l'état de vésicule blastodermique analogue à notre schéma H (fig. X); mais de l'étude de cette vésicule il conclut, fort justement : « Nous avons donc eu sous les yeux la métagastrula du grand fer-à-cheval, et nous pouvons juger dès à présent que les premières phases du développement des chéiroptères sont semblables, dans leurs traits essentiels, à ce qui se passe chez le lapin » (*Op. cit.*, p. 568).

naturel d'en présenter une vue d'ensemble. Cette vue nous amène à reprendre la conception de la métagastrula abandonnée par son auteur. Nous en donnons ici l'indication, mais en réservons la démonstration et la discussion pour un travail spécial, empruntant ses éléments à divers mammifères; si nous n'arrêtons pas ici même ces indications, si nous consacrons encore quelques lignes à la question, ce n'est pas pour l'étudier, mais seulement pour montrer qu'il serait impossible de la discuter à fond à l'aide des seuls éléments dont nous disposons actuellement.

En effet, van Beneden a abandonné sa première conception du processus de gastrulation de l'œuf de la lapine à la suite de l'étude du blastoderme tridermique et de l'origine du feuillet moyen [1], et à la suite de l'étude de la formation de la corde dorsale [2]. Nous ne pensons pas, pour notre part, qu'il faille aller si loin dans l'ontogénie d'un être pour observer la production de sa gastrula, car cette production consiste essentiellement dans la différenciation d'un ectoderme et d'un endoderme primordial; la corde dorsale, dans son mode d'origine, a des rapports avec la gastrulation, mais des rapports secondaires, ainsi que l'apparition du mésoderme, et ces rapports, qui chez les batraciens ont lieu au niveau de l'anus de Rusconi ou blastopore, se trouvent chez les oiseaux (et sans doute chez les mammifères) reportés au niveau de la ligne primitive qui représente non pas le blastopore primitif mais un blastopore secondaire, par suite de la division du travail qui, des anallantoïdiens aux allantoïdiens, se fait dans la bouche de la gastrula. Nous pensons en effet avoir démontré [3] que l'anus de Rusconi a chez les batraciens une double signification : d'une part il représente le lieu où se fait l'occlusion de la vésicule blastodermique, c'est-à-dire où se ferme le feuillet externe après avoir enveloppé le vitellus et ses sphères de segmentation, et d'autre part il représente le lieu où commencent à se montrer les premières indications de l'embryon, c'est-à-dire l'origine du feuillet moyen et de la corde dorsale. Nous avons également montré que, chez l'oiseau (vu le volume du

1. Voir Ed. van Beneden et Ch. Julin, *Recherches sur la formation des annexes fœtales chez les mammifères* (Arch. de biologie, 1884, t. V, fasc. III, p. 395).

2. Ed. van Beneden, *Chordakanal und Gastrulation bei den Saugetieren* (Anat. Anzg., 1888, t. III, nos 23-25, p. 709).

3. Mathias Duval, *L'ombilic blastodermique et l'anus de Rusconi* (Société de biologie, 8 et 15 mai 1880). — *Études histologiques et morphologiques sur les annexes des embryons d'oiseaux* (Journ. de l'anat. et de la physiol., mai 1884). — *De la formation du blastoderme dans l'œuf d'oiseau* (Annales des sc. nat. zool., 1884, t. XVIII).

vitellus) et nous pensons que probablement aussi chez le mammifère (dont l'œuf dérive d'un œuf semblable à celui de l'oiseau, mais ayant perdu son gros vitellus), l'enveloppement de ce vitellus par le blastoderme devient un processus distinct de celui qui donne naissance au mésoderme et à la corde dorsale, c'est-à-dire que le blastopore primitif, l'orifice rusconien, n'est plus en rapport avec ces derniers phénomènes. En d'autres termes, il se fait ici une division du travail, c'est-à-dire que la formation complexe, dite anus de Rusconi chez les batraciens, est ici dédoublée en deux processus qui se produisent distinctement, à une grande distance l'un de l'autre, comme temps et comme espace, savoir : d'une part, l'occlusion blastodermique qui a lieu, chez l'oiseau, par la soudure des lèvres du feuillet externe parvenu jusqu'au pôle inférieur de l'œuf, et nous avons donné le nom d'*ombilic ombilical* à ce lieu d'occlusion (pour le Murin, c'est l'orifice du schéma G de la figure X); et, d'autre part, le lieu où se dessine la ligne primitive et prennent origine le mésoderme et la corde dorsale. Nous ne pourrions donc aborder une discussion complète de la gastrulation du Murin qu'après avoir étudié la formation de son mésoderme et de sa corde dorsale.

Quant au blastopore primitif (ombilic ombilical) du Murin (P, schéma G de la figure X), nous devons aussi remarquer que nos préparations nous le montrent avec des rapports différents de ceux observés par van Beneden. Cet auteur l'a décrit et figuré comme placé au centre de la région où la masse endodermique adhère à la face interne de la sphère ectodermique. Nous l'avons vu, ou, pour mieux dire, nous avons vu un orifice, précisément dans la région opposée, au centre de l'autre hémisphère. Nous ne saurions pour le moment expliquer cette contradiction. Nous sommes bien convaincu de la valeur et de l'exactitude de la figure 24 (pl. I), l'œuf qui l'a donnée étant conservé en coupes, qui ont pu être étudiées à diverses reprises. Mais nos observations ne sont pas assez nombreuses, car, entre le stade F (fig. X) et le stade H, nous n'avons qu'une observation (schéma G, fig. X, c'est-à-dire figure 24, pl. I). Il s'agit donc de reprendre la question en recueillant de nombreux Murins au début de la gestation. Sans doute l'étude comparée d'autres mammifères nous présentera aussi des éléments de solution, et nous sommes déjà porté à penser qu'à cet égard ne seront pas sans importance les précieuses observations publiées récem-

ment par Robinson sur la cavité de segmentation des rongeurs [1].

Puisque nous parlons de *cavité de segmentation*, notons encore le fait suivant. Prenant, dans son remarquable traité d'embryologie [2], examine avec grands détails la question de la gastrulation des mammifères. La théorie primitive de la métagastrula de van Beneden lui paraît devoir être abandonnée (p. 93), parce que la métagastrula ainsi conçue se trouverait être suivie d'un stade qui représente un état blastuléen du germe, et qu'il est impossible de comprendre que la gastrula précède la blastula. A l'appui de cette manière de voir, il donne (p. 77 et fig. 27) un dessin de cette blastula chez la taupe, d'après Lieberkühn, et le met en parallèle avec la blastula d'un oiseau d'après nos propres recherches. Mais la comparaison, l'homologie qu'il établit entre ces deux figures n'est nullement légitime. La blastula de l'oiseau est des tout premiers stades de la segmentation; elle est caractérisée par la présence d'une cavité ou fente de segmentation. Si nous en cherchons l'état homologue chez un mammifère, nous le trouvons dans les schémas D et E de la figure X (en CV, cavité de segmentation). Or la figure empruntée par Prenant à Lieberkühn est d'un œuf qui a déjà un endoderme à l'état de cellules plates, et la cavité prise pour une cavité de segmentation est creusée en pleine masse ectodermique, et non interposée à l'ectoderme et à l'endoderme. En recourant au mémoire même de Lieberkühn [3], où sont données plusieurs figures des coupes d'un même œuf de taupe, nous sommes frappés de l'analogie complète, pour ne pas dire de l'identité de ces figures avec celles où Hubrecht représente les premiers stades de la formation de l'amnios chez les hérissons [4]. La prétendue cavité de segmentation de l'œuf de la taupe ne serait-elle donc qu'une cavité amniotique? Nous le pensons, car, on le verra dans le présent mémoire, nous avons trouvé chez le Murin des dispositions semblables lors de la première apparition de l'amnios (masse ectodermique pleine, se creusant ensuite d'une cavité centrale). Nous avons voulu contrôler directement sur la taupe les descriptions de Lieberkühn, et nous avons à cet effet

1. Arthur Robinson, *Observations upon the development of the segmentation cavity, the archenteron, etc., in Mammals* (Quart. Journ. of microscop. science, vol. XXXIII, part. III, new. ser.).

2. A. Prenant, *Éléments d'embryologie de l'homme et des vertébrés*, t. I, 1891.

3. N. Lieberkühn, *Ueber die Keimblatter der Saügethiere*, Marburg, 1879.

4. Ces figures de Hubrecht ont été reproduites, en schémas, dans notre volume : *Le placenta des rongeurs* (p. 275, fig. LXXI et LXXII).

réuni un matériel complet d'utérus de taupe depuis les premiers débuts de la gestation. Ce n'est donc qu'après avoir fait les coupes de ces pièces que nous reprendrons la question de la gastrula (et de la blastula) des mammifères.

Ces quelques indications suffisent pour montrer combien est complexe l'étude de cette gastrula; elle est complexe par elle-même, et elle a été compliquée encore parce qu'on y a mêlé diverses questions qui lui sont étrangères, comme, par exemple, celle de la formation de l'amnios. Ces confusions ont eu pour origine, comme toujours, le manque de préparations représentant la série de tous les stades. On comprend donc que nous ne voulions aborder à fond la question qu'après avoir réuni les séries nécessaires. Mais cependant l'étude de la segmentation chez le Murin doit nous suggérer déjà quelques vues à cet égard; nous avons dû formuler ces vues provisoirement; elles le sont par les schémas de la figure X ; mais, nous le répétons, ce n'est là qu'une indication préliminaire.

CHAPITRE III

FIXATION DE L'ŒUF ET APPARITION DE L'AMNIOS

Nous étudierons sous ce titre un stade de développement où se produisent divers processus; mais parmi ceux-ci deux sont caractéristiques; c'est d'une part, au point de vue de la production du placenta, l'apparition des premières végétations ectodermiques pénétrant dans le terrain maternel et opérant la *fixation de l'œuf*; c'est d'autre part, relativement aux annexes de l'embryon, une singulière formation ectodermique (masse amniotique pleine), qui aboutit à la production de l'amnios, en passant par des phases primitives qui rappellent les dispositions connues pour les rongeurs dits à inversion blastodermique. Nous désignons ces premières phases sous le nom d'*apparition de l'amnios*. Mais nous aurons encore à étudier, dans un stade ultérieur, sous le titre de fermeture de l'amnios, les *plis amniotiques* qui, après creusement de la masse amniotique primitive, arrivent à se disposer comme chez la plupart des autres vertébrés amniotes, et, conformément aux notions classiques, marchent à la rencontre les uns des autres pour se souder et produire l'occlusion de la cavité de l'amnios.

L'étude de ce stade de la fixation de l'œuf et de l'apparition de l'amnios comporte d'abord cinq subdivisions : 1° extension de la masse endodermique; 2° formation de la masse amniotique; 3° creusement et dislocation de la masse amniotique; 4° fosse amniotique; 5° plis amniotiques et production du mésoderme. — Enfin, dans un 6e paragraphe, nous étudierons la *fixation de l'œuf*.

1° *Extension de la masse endodermique.*

A la fin du stade précédent, nous avons trouvé l'œuf constitué par

une couche ectodermique, circonscrivant une cavité plus ou moins sphérique; au niveau de l'hémisphère supérieur (figures 33 et 34, pl. I, et fig. X, dans le texte) une masse formée de cellules endodermiques était adhérente à la surface interne de l'ectoderme. Cette masse endodermique commençait même à s'étaler (fig. 34) pour se disposer en un feuillet d'endoderme doublant l'ectoderme.

Malheureusement nos séries de préparations présentent ici une lacune que nous n'avons pu encore combler. Nous n'avons pas de pièces montrant les phases successives de cet étalement de la masse endodermique en un feuillet interne. La pièce la plus jeune dont nous disposions, après celles des figures 33 et 34, nous montre cet étalement à peu près achevé (fig. 35, 36, 37 et 38, pl. II).

Cette pièce (pièce U) est d'une femelle de Murin récoltée en Touraine le 4 avril. L'ovaire droit renfermait un corps jaune. La coupe de la corne utérine droite, au niveau de l'œuf, nous donne la fig. 35, à un grossissement de 12 fois. L'œuf est repris à un grossissement de 72 fois dans la fig. 36, et divers détails à étudier dans sa constitution sont reproduits dans les figures 37 et 38.

Avant de faire cette étude, il faut démontrer que cet utérus est à un stade plus avancé que ceux étudiés jusqu'ici. C'est ce que démontrent les dimensions des parties. Mais comme les figures de la pl. I et celles de la pl. II sont à des grossissements différents, ces différences de dimensions ne sont pas faciles à saisir, par exemple en comparant la figure 35 à la figure 22, ou la figure 36 aux figures 33 et 34. Il est vrai que nous donnons, pour chacun de ces dessins, les grossissements employés, mais ces indications ne parlent pas directement aux yeux. C'est pourquoi nous reproduisons ci-contre (fig. XI) ces mêmes pièces à des grossissements rendant facile la comparaison. En A et B sont les coupes des figures 22 (en A) et 35 (en B), toutes deux à un grossissement de 13 fois, en *a* et *b* sont les œufs de ces figures chacun à un grossissement de 30 fois. On voit que les dimensions de l'utérus sont presque doubles d'une pièce à l'autre, et que celles de l'œuf ont presque triplé. Nous avons tenu à ne pas comparer seulement les utérus entre eux, parce que les dimensions du renflement utérin ne sont pas toujours en rapport avec le développement de l'œuf, et on verra par la suite que parfois deux utérus de même volume renferment des œufs à des stades très différents, condition très malheureuse pour l'étude de l'embryologie des chéiroptères, puisque, ne connaissant pas l'âge

de la gestation, nous ne pouvons même pas, pour mettre nos pièces en série, nous guider sur le volume extérieur. Ce n'est que par l'examen des œufs ou de l'embryon ou de ses annexes qu'on peut, lors de l'étude des coupes, établir la sériation des pièces. Or ici les dimensions des deux œufs (en *b* celui de la figure 35, en *a* celui de la figure 22) présentent des différences énormes. Nous sommes donc bien, avec la figure 35, à un stade plus avancé qu'avec les pièces précédemment étudiées. La lacune que présentent nos préparations est considérable ; elle correspond bien au temps qu'il a fallu à la masse endodermique pour s'étaler à la face interne de l'ectoderme.

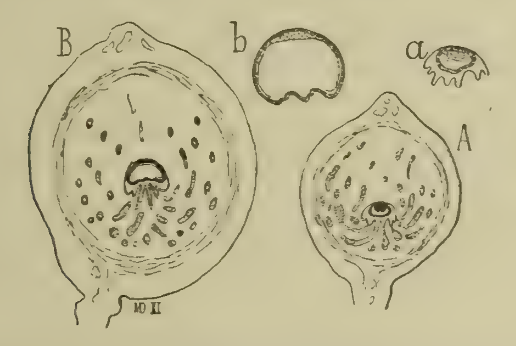


Fig. XI. — Comparaison, à un même grossissement, des figures 22-23 (Pièce S, en A et *a*) avec les figures 35-36 (Pièce U, en B et *b*), afin de montrer que la pièce U est à un stade plus avancé que toutes celles précédemment étudiées (voir le texte).

Voici donc comment se présentent les deux feuillets blastodermiques primitifs à ce stade.

L'*ectoderme* (fig. 36) est généralement d'une seule couche de cellules cubiques. En deux régions seulement ses cellules tendent à se disposer sur deux rangs. C'est, d'une part, à la partie supérieure de l'œuf, dans la future région de l'embryon, où l'ectoderme forme un léger épaississement (fig. 37) qui est déjà le premier indice de ce que nous étudierons sous le nom de *masse amniotique* ; c'est d'autre part, à l'hémisphère opposé, là où l'ectoderme est en rapport avec le coussin villeux de la muqueuse utérine. Longues et cylindriques, les cellules ectodermiques de cette région se disposent par places sur deux couches, formant ainsi de légères saillies qui pénètrent dans l'épithélium dégénéré du coussin villeux. Souvent, sur les pièces durcies, cette région de l'ectoderme se rétracte, emportant, accolés à sa surface, les débris de cet épithélium utérin (fig. 38). — Du reste la surface extérieure de cet ectoderme est généralement

libre; au niveau de l'hémisphère supérieur de l'œuf elle est étroitement appliquée à la surface utérine, dont l'épithélium n'est plus représenté que par quelques rares noyaux plats et clairsemés. La figure 36 rend compte de toutes ces dispositions, sur lesquelles il n'y a pas à insister après ce que nous avons dit précédemment à propos des figures 28, 31, 33 et 34.

L'endoderme ne s'est pas encore étendu sur toute la surface intérieure de l'ectoderme; il ne double pas encore la portion de l'hémisphère inférieur qui répond au coussin villeux de la muqueuse utérine (fig. 37 et 38). Il est partout formé de grandes cellules plates, fusiformes sur la coupe (fig. 38), excepté au niveau du centre de l'hémisphère supérieur. A ce niveau il reste encore un épaississement endodermique formé de deux rangées de cellules (fig. 37), dernier reste de la masse endodermique des stades précédents (fig. 33 et 34). Cet épaississement est très peu étendu; on ne le trouve que sur 5 ou 6 coupes. Un examen attentif montre que, à ce niveau, ectoderme et endoderme sont bien distincts l'un de l'autre; si donc nous trouvons plus tard, dans ces régions, une soudure des deux feuillets, avec engrènement des cellules de l'un dans celles de l'autre, c'est que cette soudure, homologue d'une ligne primitive, se sera produite consécutivement au stade étudié en ce moment.

En résumé nous venons de voir la vésicule blastodermique à l'état didermique; seulement cet état n'existe pas encore pour tout l'hémisphère inférieur, dont le centre est encore monodermique, c'est-à-dire constitué seulement par l'ectoderme.

2° *Production de la masse amniotique.*

La cavité amniotique du Murin prend naissance d'une manière singulière. Il se forme d'abord un épaississement massif de l'ectoderme, et ce processus rappelle la masse amniotique pleine du cochon d'Inde; mais, au lieu que cette masse se creuse, comme chez ce rongeur, d'une cavité centrale close de tous côtés [1], elle se disloque irrégulièrement, chez le Murin, et s'ouvre à la surface de l'œuf, figurant une bourse largement étalée, dont les bords se relèvent alors selon le type classique de replis amniotiques et produisent

1. Voir par exemple les figures schématiques L à LVIII que nous avons données dans le mémoire sur *le Placenta des Rongeurs*, et comparer avec les schémas de la fig. XIII ci-après.

l'occlusion de l'amnios par leur rapprochement et soudure. Ce mode mixte de production de l'amnios est certainement un des phénomènes les plus curieux de l'embryologie du Murin. Nous avons eu pour l'étudier une quantité surabondante de pièces, de sorte que nous pouvons en donner la démonstration de la manière la plus complète. Naturellement nous n'avons pu mettre ces pièces en série d'après l'âge de l'œuf, ni même d'après le volume du renflement utérin; mais en faisant l'étude des coupes, on voit si nettement l'état qui représente le point de départ, et celui qui représente la phase terminale, que la sériation des pièces, quelque laborieuse qu'elle soit, n'en est pas moins évidente et certaine.

Les pièces que nous allons étudier sont au nombre de quatre, représentées successivement par les figures 39-40, 41-42, XII (dans le texte), et 43-45. — Presque toutes ces pièces, ainsi que celles qui serviront à étudier le creusement de la masse amniotique et la dislocation de son toit, proviennent d'un lot de Murins récoltés à Aigues-mortes au 25 avril. On voit combien les recherches, dans l'embryologie des chéiroptères, sont soumises aux hasards plus ou moins heureux des lots de récoltes. Si nous n'avions eu cette récolte du 25 avril, nous n'aurions pas, dans les captures de deux printemps consécutifs, trouvé les faits si singuliers de la première apparition de l'amnios, ou nous n'en aurions trouvé que quelques stades isolés, énigmatiques, impossibles à comprendre en l'absence de préparations suffisamment sériées.

I. Le premier état de formation de la masse amniotique nous est représenté par les figures 39 et 40 (pièce V). C'est un Murin capturé en Touraine le 4 avril. Le corps jaune était dans l'ovaire droit; la gestation dans la corne droite, cela va sans dire, puisque toujours, sans exception, nous avons trouvé que cette corne était le siège de la gestation. Cet utérus a été débité en coupes longitudinales (parallèles à l'axe de la corne). La figure 39 représente, à un grossissement de 72 fois environ, la portion de la cavité qui renferme l'œuf. La portion supérieure de cet œuf (masse amniotique) est reprise à un grossissement de 400 fois dans la figure 40.

Avant d'étudier la masse amniotique, quelques mots sur les autres parties de l'œuf et sur la muqueuse utérine. Celle-ci montre bien la disparition graduelle de son épithélium dans la région supérieure ou antimésométrique, et la dégénérescence de ce même épithélium dans la région opposée (fig. 39), c'est-à-dire au sommet

des saillies du coussin villeux. Quant à l'œuf, il faut noter que son endoderme est encore à peu près dans le même état que dans la figure 36. Il ne s'est pas encore étendu à tout l'hémisphère inférieur de l'œuf; mais dans l'hémisphère supérieur, il n'est plus formé que d'une seule couche de cellules (fig. 40), c'est-à-dire qu'il n'y a plus rien qui rappelle la masse endodermique primitive. Ce sont là des détails précieux pour établir la sériation des pièces, à défaut de données précises sur leur âge; c'est-à-dire que par exemple nous arrivons bien à cette conviction que la pièce U (fig. 35-38) est d'un stade plus avancé que la pièce T, et d'un stade moins avancé que la pièce V, actuellement étudiée; cette dernière conclusion sera confirmée par l'examen des pièces suivantes, qui sont régulièrement sériées.

Ce qui différencie essentiellement cet œuf de ceux précédemment étudiés, c'est l'épaississement ectodermique qui occupe le centre de son hémisphère supérieur. Ce renflement est formé d'une superposition de trois couches de cellules, dans lesquelles on observe de nombreuses formes de caryocinèse. Il est saillant vers l'intérieur de l'œuf, où il repousse et soulève l'endoderme, avec lequel il ne présente aucune adhérence, aucun engrenage; en passant soigneusement en revue toutes les coupes où cet épaississement est présent, nous n'en trouvons aucune qui présente une soudure, avec engrenage des cellules, entre la masse ectodermique et l'endoderme. Ce renflement n'est pas saillant, à la surface de l'œuf. Il forme donc une lentille plan-converse, et les bords de cette lentille se continuent graduellement (sans ressaut brusque) avec le reste de l'ectoderme.

II. Un second état de la masse amniotique est représenté sur les figures 41 et 42 (pièce X). Il s'agit d'un Murin recueilli dans le midi de la France (à Aiguesmortes) le 25 avril. Le corps jaune était dans l'ovaire gauche. La figure 41 représente, à un grossissement d'environ 72 fois, la coupe transversale de la corne utérine droite avec l'œuf qu'elle contient. On voit qu'ici encore l'endoderme n'est pas arrivé à doubler l'ectoderme sur toute l'étendue de l'hémisphère inférieur de l'œuf. Quant à la masse amniotique (fig. 42, à un grossiss. de 400), elle est plus épaisse que précédemment, plus saillante vers la cavité de l'œuf. De plus l'endoderme n'est plus si bien isolé de cette masse ectodermique; il a contracté des adhérences intimes avec elle, et les cellules des deux feuillets s'engrènent étroite-

ment à ce niveau. Cependant cette adhérence n'est pas partout aussi prononcée que sur la figure 42. En examinant la série des coupes (les sections avaient été faites en commençant par l'extrémité droite, c'est-à-dire en allant de droite à gauche, de l'extrémité tubaire de la corne vers son extrémité médiane), on trouve d'abord trois coupes sur lesquelles l'endoderme est sans adhérence avec la masse amniotique de l'ectoderme, puis viennent deux coupes semblables à celles de la figure 42 (la portion moyenne de la masse amniotique n'occupe pas plus de 5 coupes). Ces dernières dispositions méritent de nous arrêter; elles sont relatives à un problème important que nous ne sommes pas encore en état de résoudre, mais pour lequel nous espérons pouvoir déjà poser quelques jalons. Il s'agit de trouver sur l'œuf du Murin des dispositions révélant l'existence et la position d'une ligne primitive. A part l'aspect qui caractérise une ligne primitive sur un blastoderme vu en surface (aspects que nous ne pouvons avoir sur le Murin), cette formation se révèle sur des coupes par l'adhérence (primitive en générale chez les autres vertébrés) de l'ectoderme avec l'endoderme. Nous assisterions donc ici, avec la pièce en question, à la formation de dispositions semblables à celles d'une ligne primitive, et, d'après les aspects que nous venons d'indiquer dans la série des coupes, cette ligne primitive se formerait à l'extrémité gauche ou interne (celle dirigée vers le plan médian de l'utérus) de la masse amniotique : c'est-à-dire que le futur embryon serait orienté de manière à avoir la tête à droite et l'extrémité caudale à gauche. Ceci correspondrait bien avec ce fait général que presque toujours l'embryon, alors qu'on peut bien distinguer son extrémité caudale d'avec son extrémité céphalique, est orienté transversalement par rapport à l'axe du corps de la mère, c'est-à-dire parallèlement à l'axe de la corne utérine, avec la tête vers le côté droit de la mère (vers l'ovaire droit), la queue vers le côté gauche (vers le plan médian de l'utérus). Mais nous allons voir que malheureusement ces dispositions présentent des exceptions.

III. En effet, alors que nous avions terminé la composition de la planche II, nous avons débité en coupes longitudinales (parallèles à l'axe des cornes utérines) une autre pièce provenant également du lot capturé à Aiguesmortes au 25 avril. Elle nous a donné des résultats intéressants, qui n'ont pu trouver place sur la planche II, mais que nous figurerons ici, dans le texte. Cette pièce

(pièce W) nous a paru exactement arrivée au même degré de développement que la précédente; mais elle était débitée en coupes longitudinales, avons-nous dit; or, sur la coupe qui nous paraît passer par la portion moyenne de la masse amniotique, c'est-à-dire par l'axe même du futur embryon, nous trouvons les dispositions représentées par la figure XII, ci-contre. L'endoderme, dans ses rapports avec l'ectoderme de la masse amniotique, présente à distinguer deux régions : en *a* il est fusionné avec l'ectoderme, et il est impossible, pour la couche de cellules intermédiaires, de dire ce qui appartient au feuillet externe et ce qui se rattache au feuillet interne; en *b*, l'endoderme est bien indépendant. D'après ce que nous venons de dire à propos de la pièce précédente, la région *a*

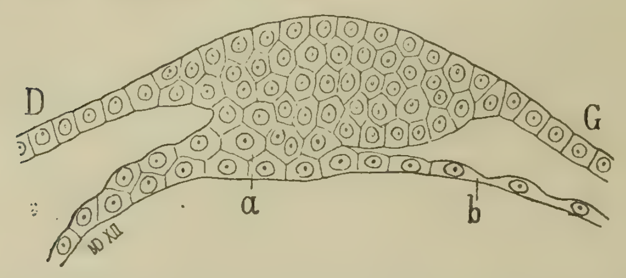


Fig. XII. — Coupe longitudinale d'une masse amniotique au même stade de développement que celle des figures 41-42 (pl. II). — En D est l'extrémité qui regardait vers l'ovaire droit; en G, celle qui regardait vers l'ovaire gauche (vers le plan médian de l'utérus).

serait celle de la ligne primitive, la région *b* celle de la future extrémité céphalique. Mais alors cet embryon serait orienté à l'inverse du précédent, c'est-à-dire avec la tête à gauche et la future extrémité caudale à droite (voir les lettres D et G, sur la figure).

Or, dans toute la série des pièces dont l'étude va suivre, jusque au moment où l'allantoïde apparaît et où d'autre part se dessine nettement l'extrémité céphalique, nous allons nous trouver continuellement aux prises avec cette même difficulté d'arriver à déterminer, d'après la constitution de la région embryonnaire, et à défaut de vues en surface de la tache embryonnaire, où est la future région antérieure et la future région postérieure de l'embryon. Si, à une période avancée de la gestation, alors que tête et queue sont bien reconnaissables, il existait une orientation régulière, toujours la même, de l'embryon, nous pourrions en déduire une loi, d'après laquelle telle partie de la masse amniotique ou de la fosse amniotique qui lui succède devrait être considérée comme

représentant la future extrémité postérieure, telle autre partie la future extrémité antérieure. Nous avons donc passé en revue toutes nos pièces à embryon bien dessiné et nous avons trouvé que dans l'immense majorité des cas la tête de l'embryon est vers le côté droit de la mère, la queue vers le côté gauche. Mais il y a quelques exceptions; nous en avons rencontré 8; sur le très grand nombre d'utérus que nous avons coupés, et sur le très grand nombre de pièces encore intactes, mais où par transparence on peut reconnaître la direction de l'embryon, nous en avons trouvé huit où la tête était exceptionnellement dirigée vers la gauche. La déception causée par la rencontre de ces exceptions a été un instant compensée par l'espoir d'entrevoir une autre disposition qui nous permettrait malgré tout d'arriver à une loi générale, pour déterminer a priori l'orientation des deux extrémités du corps de l'embryon; nous avons été frappé de ce fait que les embryons ayant la tête à gauche se trouvaient sur des pièces présentant également un corps jaune dans l'ovaire gauche et non dans l'ovaire droit. Nous étions donc tenté d'établir la loi suivante : l'embryon est orienté de manière que sa tête regarde l'ovaire dont il provient. Mais malheureusement, en soumettant cette idée à l'épreuve d'une revue complète de ces mêmes pièces, nous avons trouvé les contradictions suivantes. Sur les 8 embryons ayant exceptionnellement la tête à gauche, la majorité en effet (à savoir 6) proviennent de l'ovaire gauche (corps jaune à gauche); mais deux appartiennent à des pièces dont le corps jaune est sur l'ovaire droit. Donc tout embryon ayant, par exception, la tête à gauche ne correspond pas à un corps jaune de l'ovaire gauche. Bien plus, comme nos pièces présentant un corps jaune à gauche sont fort nombreuses, il se trouve que, parmi ces pièces, c'est seulement une fois sur quinze qu'on trouve un embryon ayant semblablement la tête à gauche. Il nous est donc impossible de dire a priori où seront les extrémités caudale et céphalique de l'embryon, et de ce fait résulteront pour nous de nombreuses hésitations pour déterminer, d'après les différentes structures des diverses régions du germe, celles qui doivent représenter la ligne primitive, c'est-à-dire la région postérieure.

Jusqu'à présent nous n'avons eu à nous poser ces questions que pour deux pièces; pour celle des figures 41-42, nous avons été amené à penser que la tête serait à droite; qu'elle serait à gauche au contraire pour la pièce de la fig. XII (dans le texte). Or pour ces

deux pièces le corps jaune se trouvait dans l'ovaire gauche. Dès ces premiers cas particuliers nous voyons l'absence de règle générale absolue; mais cependant, s'il n'y a pas de règle absolue, il est une disposition qui est infiniment plus fréquente; c'est celle où la tête est vers le côté droit, puisque nous n'avons trouvé en tout, sur environ 80 cas, que huit exceptions. (Dans les 80 cas ici indiqués nous ne comptons que les pièces à embryon bien reconnaissable comme extrémités céphalique et caudale, et non les pièces où la détermination est douteuse, comme dans les deux qui viennent d'être étudiées et celles qui vont suivre, jusqu'au moment où nous assisterons à l'apparition de l'amnios, pl. V.)

IV. Un état plus avancé de la masse amniotique nous est représenté par les figures 43, 44 et 45 (pièce Y). C'est un Murin recueilli à Aiguesmortes au 25 avril. Débité en coupes longitudinales, l'utérus nous a donné, après reconstitution, la figure 43, qui nous montre le développement relatif de la corne droite et de la corne gauche, la place de l'œuf dans la corne droite, et la place du corps jaune dans l'ovaire gauche. L'œuf et la partie correspondante de la cavité utérine ont été repris, à un grossissement de 72 fois, dans la figure 44. Nous y voyons enfin l'endoderme tapisser toute la face interne de l'ectoderme, de sorte que la vésicule blastodermique est devenue définitivement didermique dans toute son étendue. La masse amniotique, reprise à un grossissement de 400 fois dans la figure 45, n'est pas sensiblement plus épaisse que dans la pièce précédente (fig. 42), mais elle est plus large, et se caractérise surtout parce que ses bords se détachent, par un ressaut brusque, de la surface inférieure de l'ectoderme correspondant (fig. 45). Son aspect, sur la coupe, lui donne donc le caractère d'une masse pleine nettement délimitée, appendue par une large surface à l'ectoderme, et n'ayant plus qu'à se creuser pour représenter une cavité amniotique. Sur la coupe représentée dans la figure 45 il nous a semblé apercevoir un premier indice de ce creusement. Entre les cellules qui forment le centre de la masse, une légère dislocation s'est produite, mais très peu accentuée (elle est certainement un peu exagérée sur le dessin). Une si légère fissuration n'aurait aucune signification si l'étude des pièces suivantes n'était appelée à nous démontrer que c'est là une première indication d'une dislocation et d'un creusement qui vont devenir le phénomène caractéristique de la suite du développement de ces parties.

Quant aux dispositions de l'endoderme par rapport à l'ectoderme amniotique (ou de la région embryonnaire) elles sont les suivantes. Les coupes nous paraissent avoir été faites un peu obliquement, de telle sorte qu'elles se succèdent en allant de l'extrémité droite à l'extrémité gauche de la masse amniotique. Or les premières coupes, qui précèdent celle de la figure 45, nous montrent un endoderme entièrement libre de toute adhérence avec l'ectoderme; puis vient la coupe figure 45 où est marquée une légère fusion, sur une étroite étendue médiane, disposition qui se répète sur trois coupes successives; puis la fusion se prononce sur une plus grande étendue, mais d'une manière non symétrique (plus accentuée sur une moitié de la coupe que sur l'autre) et enfin l'endoderme redevient brusquement indépendant. Nous n'osons pas proposer d'en conclure que les premières coupes représentent la future région antérieure; mais cela nous paraît vraisemblable. Nous avons dit et figuré (fig. 43) que le corps jaune est dans l'ovaire gauche.

En résumé, ces pièces (V, X, W et Y), étudiées principalement au point de vue de la formation de la masse amniotique pleine, nous ont encore montré deux phénomènes importants : 1° l'extension de l'endoderme sur toute l'étendue de la face interne du feuillet ectodermique ; 2° des connexions qui s'établissent entre l'endoderme et l'ectoderme et qui sont homologues des dispositions caractéristiques de la ligne primitive chez les autres vertébrés. Nous n'insisterons pas sur ce dernier phénomène, sur lequel il nous est encore impossible de présenter des conclusions fermes, en l'absence de règle absolue sur la direction de la tête de l'embryon; c'est une question que nous nous proposons de reprendre ultérieurement avec de nouveaux matériaux. Mais nous devons insister sur le processus d'extension de l'endoderme à tout l'hémisphère inférieur du blastocyste, parce que ce fait est incontestable, sera confirmé par tout ce qui va suivre, et que cependant il a été méconnu, le contraire ayant été affirmé.

En étudiant les annexes de l'embryon du lapin (voir *Placenta des Rongeurs*, p. 173 et 199), nous avons montré que l'endoderme s'étend sur toute la surface interne de l'ectoderme, arrive à doubler complètement celui-ci, de sorte que l'œuf ne demeure monodermique sur aucun point de son étendue, et nous avons discuté ce qui avait été dit à ce sujet par van Beneden, lequel avait cru que la partie centrale de l'hémisphère inférieur (plancher) de la vésicule blastoder-

mique n'était jamais doublé par l'endoderme, ne devenait jamais didermique. Cet éminent embryologiste a émis les mêmes idées à propos du Murin, et nous aurons avantage à discuter tout de suite cette question, allégeant d'autant les études historiques et critiques que nous aurons à présenter plus loin sur l'ensemble de l'embryologie de ce chéiroptère.

Dans la dernière page de son mémoire de 1880 [1], van Beneden annonce que l'étude d'une abondante série de pièces relatives aux phases qui suivent la segmentation lui permettra de décrire plusieurs faits remarquables, parmi lesquels il précise celui-ci : « L'hypoblaste, qui s'étale progressivement en partant de la tache embryonnaire à la face interne de l'épiblaste, ne gagne *jamais* le pôle inférieur de la vésicule blastodermique : une zone monodermique persiste *jusqu'à une phase très avancée* du développement. » Que faut-il entendre par ces expressions *jamais* et *phase très avancée*? Dans son mémoire de 1884 [2], van Beneden, sans être entièrement explicite à cet égard, précise cependant ce fait que sur des œufs de Murin répondant, comme état de développement, à l'œuf de la lapine au 13me ou 14me jour « il reste, dans le plancher (hémisphère inférieur) de la vésicule ombilicale, une zone centrale formée par l'épiblaste seul » (*op. cit.*, p. 692), et il figure cette zone (planche XXIII, fig. 3; et pl. XXIV, fig. 9) sur des œufs dont l'embryon est parvenu à des stades extrêmement avancés du développement (les quatre membres bien distincts, placenta bien développé, vésicule ombilicale déjà très réduite).

On voit qu'à cet égard nos résultats ne concordent pas avec ceux de cet auteur. Non seulement il n'est pas exact que l'endoderme ne gagne jamais le pôle inférieur de la vésicule blastodermique; mais il n'est même pas possible de dire qu'il ne le gagne qu'à une phase très avancée. C'est très primitivement, avant toute apparition du corps de l'embryon, quand l'amnios est encore représenté par une masse pleine, que l'extension de l'endoderme s'achève sur toute l'étendue de la vésicule blastodermique [3]. Aussi dans tous les stades

1. Ed. van Beneden et Ch. Julin, *Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf des Chéiroptères* (Archives de Biologie, 1880, t. I, fasc. 3, p. 551).

2. Ed. van Beneden et Ch. Julin, *Recherches sur la formation des annexes fœtales chez les mammifères, lapin et chéiroptères* (Arch. de Biologie, 1884, t. V, fasc. 3, p. 369).

3. Mais nous devons ajouter que van Beneden a évidemment abandonné sa manière primitive de voir, au sujet de cette question de détail, à en juger par la courte men-

qui vont suivre trouverons-nous la couche endodermique complète jusque sur le pôle inférieur de l'œuf. Nous n'y insisterons pas dans nos descriptions, nous contentant d'avoir éveillé à cet égard l'attention du lecteur sur les dispositions qu'il trouvera représentées dans les diverses figures.

A cet égard nos résultats concordent du reste parfaitement avec ceux de Frommel [1] qui, après avoir décrit et figuré l'extension de l'endoderme, aux mêmes stades où nous l'avons indiquée (voir notamment la page 6, *op. cit.*), figure ultérieurement, c'est-à-dire dès avant l'apparition de l'embryon, une couche endodermique continue et complète sur toute la face interne de la vésicule blastodermique.

3° *Creusement (dislocation) de la masse amniotique.*

Le creusement de la masse amniotique, primitivement pleine, ne se fait pas par un processus régulier, donnant lieu à des formes symétriques, mais bien par une sorte de dislocation désordonnée qui réduit en fragments les couches supérieures de la masse amniotique, et qui finalement, à la suite de la résorption partielle de ces fragments, aboutit à une disposition plus régulière, c'est-à-dire à la formation d'une cupule ou fosse amniotique, aux dépens des couches inférieures de la masse amniotique primitive. Cette cupule est symétriquement disposée, et ses bords prennent alors les caractères de replis amniotiques. Nous avons dû multiplier les figures pour mettre en évidence ce processus de dislocation irrégulière.

Nous étudierons ce creusement sur quatre pièces successives, que nous avons classées d'après le volume croissant des parties, et surtout d'après l'état de plus en plus accentué du creusement et de la dislocation de la masse amniotique. En effet les dimensions de l'œuf ne sont pas toujours en rapport avec son état de développement : au contraire la progression du processus de creusement est nettement marquée, de la première pièce (fig. 46-47) à la seconde (fig. 48-57), puis à la troisième (fig. 58 à 70).

tion suivante : « au stade didermique la couche interne de la bandelette embryonnaire se continue avec l'hypoblaste vitellin qui délimite de toutes parts la cavité blastodermique et est partout constitué par une assise unique de cellules plates », qu'il donne dans sa note *Sur la Formation et la Constitution du placenta chez le Murin* (Bullet. de l'Acad. roy. de Belgique; 3e série, t. XV, n° 2, 1888).

1. R. Frommel, *Ueber die Entwickelung der Placenta von Myotus murinus.* Wiesbaden, 1888. (Nous analyserons ultérieurement ce mémoire avec grand soin à propos de la formation placentaire.)

I. La première pièce, qui nous montre nettement le début de ce creusement (nous avons vu qu'il était indiqué, mais d'une manière douteuse, sur la pièce de la fig. 45), est représentée dans les figures 46 et 47. Il s'agit (pièce Z) d'un Murin recueilli à Aiguesmortes le 25 avril. Le corps jaune était situé dans l'ovaire gauche. L'utérus, débité en coupes transversales (perpendiculairement à l'axe de ses cornes), nous montre, dans la figure 46, l'ensemble de l'œuf et de la portion de la corne droite qui le renferme. Les parties n'ont pas augmenté de volume relativement aux pièces précédentes, notamment celles des figures 39 et 41, et la mise en série serait impossible, si nous n'avions, pour nous guider, et la forme de la masse amniotique et la disposition de l'endoderme qui forme un feuillet complet; la pièce est donc à un état de développement semblable à celui de la précédente; nous sommes bien en présence du début du creusement de la masse amniotique. Ici la dislocation est manifeste, dans la partie centrale de cette masse (fig. 47), et son résultat se présente sous la forme d'une cavité irrégulièrement étoilée. Cette cavité se trouve sur six coupes successives; sur les premières (celles qui sont plus voisines de l'extrémité droite) la cavité est petite et très voisine de la face supérieure de l'ectoderme; puis elle s'allonge vers la profondeur (fig. 47) sur les coupes suivantes, et sur les dernières (les plus à gauche) elle est de nouveau petite, mais profonde, c'est-à-dire correspond seulement à l'extrémité inférieure de la cavité représentée dans la figure 47. Les cellules en caryocinèse sont particulièrement nombreuses sur cette pièce, notamment dans le voisinage de la fente de dislocation.

Sur cette pièce, nous n'avons pu reconnaître des dispositions précises quant aux rapports d'adhérence et de fusion entre l'endoderme et l'ectoderme, c'est-à-dire quant à l'existence d'une ligne primitive. Il nous semble que sur les toutes premières coupes (extrémité droite) l'endoderme adhère largement à l'ectoderme; puis il prend la disposition représentée dans la figure 47, et enfin paraît devenir libre; nous n'osons en conclure qu'il s'agirait d'un embryon ayant la tête à gauche; nous avons noté précédemment que sur cette pièce le corps jaune est à gauche.

II. Un état plus avancé de cette dislocation nous est présenté pour les figures 48 à 51 (pièce *a*). Il s'agit encore d'un Murin capturé à Aiguesmortes le 25 avril. La figure 48 représente l'ensemble

de l'œuf et de la cavité utérine (coupe transversale, grossiss. de 72 fois). La cavité, maintenant bien évidente dans la masse ectodermique, existe sur neuf coupes; en les passant en revue à partir de celle qui est vers la droite, nous trouvons d'abord l'aspect représenté dans la figure 49; puis vient une coupe qui n'a pas été figurée, et à laquelle succède la coupe de la figure 50; ici la cavité est double et l'examen des coupes montre que la petite cavité de la figure 49 était l'extrémité de la cavité gauche de la figure 50; vient ensuite la coupe de la figure 51, où les deux fentes sus-indiquées se concentrent pour ainsi dire vers la partie médiane de la masse amniotique, de sorte que, sur la coupe suivante (fig. 48), elles se fusionnent en une large fente médiane parallèle aux faces de cette masse; mais ce n'est pas tout : viennent encore quatre ou cinq coupes où la formation ectodermique est encore fissurée selon des dispositions dont on aura à peu près la configuration successive en passant de la figure 48 à la figure 51, puis de celle-ci à la figure 50. C'est-à-dire que, en résumé, la dislocation affecte la forme d'une fente en éclat, qui s'irradie en deux prolongements, aussi bien du côté gauche que du côté droit (nous parlons, faut-il le préciser, du côté gauche ou droit de l'œuf, de l'utérus, et non des parties gauches et droites de nos figures).

Sur nos figures 49 à 51 l'endoderme est représenté, comme il se montre en effet sur les coupes, indépendant de l'ectoderme, sauf sur la figure 49 où il y a évidemment une étroite zone d'adhérence et de fusion. Cette figure 49 est de l'extrémité droite du germe. Cette adhérence est un peu plus accentuée sur la coupe qui précède, mais c'est tout; l'adhérence en question n'existe pas sur plus de deux à trois coupes. Faut-il y reconnaître la première indication d'une ligne primitive en retard dans sa formation? Alors l'embryon serait orienté avec la queue à droite et la tête à gauche. Nous devons ajouter que le corps jaune est dans l'ovaire gauche. En tout cas il est singulier que ces dispositions primitives, qu'il ne faut interpréter qu'avec doute, nous amènent si souvent à supposer une orientation avec tête à gauche, alors que cette orientation est si rare dans les cas où l'interprétation peut se faire sans hésitation.

III. Jusqu'à présent la fente de dislocation était restée confinée dans la profondeur de la masse amniotique; nous allons la voir atteindre la surface supérieure (extérieure) de cette masse, dans la figure 52 à 57 (pièce *b*), et la masse amniotique fissurée, avec frag-

mentation de ses couches superficielles, va tendre à se transformer en une cupule ou fosse amniotique, constituée par les couches inférieures ou profondes de la masse primitive. Il s'agit encore ici d'un Murin capturé à Aiguesmortes le 25 avril. Le corps jaune était dans l'ovaire gauche. La figure 52 représente l'ensemble de l'œuf avec la portion correspondante de la cavité utérine (grossiss. de 72 fois). Nous remarquerons seulement que l'œuf a considérablement augmenté de volume par rapport aux pièces précédentes. Les autres détails sont assez indiqués par la figure, sans qu'il soit besoin de les décrire; ils diffèrent peu du reste de ce qui se présentait sur les pièces moins avancées.

La masse amniotique est présente sur environ 12 coupes, qui, examinées en allant de droite à gauche, donnent les dispositions suivantes, à un grossissement de 210 à 230 fois : — Il y a d'abord deux coupes fort peu différentes l'une de l'autre et dont la figure 53 reproduit l'aspect; puis vient une coupe représentée par la figure 54, et une coupe, qui n'a pas été figurée, mais qui fait transition de la figure 54 à la figure 55; après la coupe figure 55 sont deux coupes non dessinées ici, lesquelles amènent graduellement à la coupe de la figure 56. De celle-ci, par une coupe non figurée, on arrive à celle que représente la figure 57. On voit donc, en résumé, que la fissuration profonde de la masse amniotique s'étend, par des irradiations multiples, aux couches superficielles de cette masse (fig. 54 et 56) et opère la dislocation de ces couches, sans entamer les parties profondes.

Les dispositions de l'endoderme par rapport à l'ectoderme de la région embryogène (masse amniotique) sont également indiquées sur ces figures 53 à 57. Nous avons dit que la figure 53 est de l'extrémité droite et la figure 57 de l'extrémité gauche. Or, il nous semble qu'en passant ces figures en revue, on se trouve d'abord (fig. 53, 54) en présence des caractères bien accentués d'une ligne primitive; sur les figures 55 et 56 le lieu d'adhérence endodermo-ectodermique n'est plus symétrique; il est dévié d'un côté; mais, chez le poulet, nous avons eu occasion de signaler ces formes asymétriques de la tête de la ligne primitive [1]. Enfin sur la figure 57 l'endoderme redevient libre, mais semblerait déjà donner naissance à des cellules du mésoderme (comparer avec la figure 82, et

1. *Études sur la ligne primitive de l'embryon de poulet* (Annales des Sc. nat. zool., t. VII, art. n° 17; — voir la pl. 16, fig. 5 et 6).

voir l'étude qui en sera faite ci-après). Nous serions donc ici, par contraste avec la pièce précédente, en présence d'un état déjà très avancé de la ligne primitive, et déjà de la première origine du mésoderme. Mais alors ce serait encore un cas d'embryon orienté avec la tête à gauche. Nous avons dit que le corps jaune est aussi à gauche.

IV. La dernière pièce (pièce *c*), sur laquelle nous étudierons cette dislocation, nous paraît représenter exactement le même stade que la pièce précédente, mais examiné sur des coupes longitudinales (plus exactement obliques, l'utérus ayant été débité d'avant en arrière et de gauche à droite). Il s'agit encore d'un Murin récolté à Aiguesmortes le 25 avril. Le corps jaune était dans l'ovaire droit. La figure 58 représente, au grossissement de 72 fois, l'ensemble de l'œuf et la cavité qui le renferme. Pour donner une idée bien complète de la dislocation de la masse amniotique, nous avons figuré, à un grossissement de 210 à 230 fois, toutes les coupes qui en présentent les détails; ces coupes doivent être passées en revue de la figure 60 à la figure 70, en interposant la figure 58 entre les figures 65 et 66. Puisque les coupes se succèdent obliquement de gauche à droite, on voit que la figure 60 correspond à l'extrémité de la masse amniotique dirigée vers le côté gauche de la mère, et que la figure 70 répond à l'extrémité dirigée à droite. L'ensemble des aspects donnés par ces figures ne peut se résumer autrement que par les expressions précédemment employées déjà, à savoir la ragmentation et dislocation des couches supérieures de la masse amniotique. Nous recommandons notamment à l'attention les fragments plus ou moins complètement isolés qu'on voit sur les figures 62, 66, 68.

Nous avons dit à plusieurs reprises que ce travail de creusement de la cavité amniotique est irrégulier, sans dispositions symétriques ou constantes. Si nous n'avions pas, pour chaque pièce, la série complète des coupes, mais seulement des types tels que ceux des figures 55, 64, 69, on pourrait croire à une certaine symétrie dans ce processus de fissuration; ou bien, avec les figures 58 et 65, à une forme régulière de fente partant d'une extrémité pour s'enfoncer obliquement dans la profondeur. Mais la série des pièces défie toute tentative de systématisation, et l'expression de dislocation irrégulière est bien certainement la seule qui représente le véritable mode de ce processus.

Ces figures (60 à 70) représentent également, avec toute l'exactitude que nous avons pu y apporter, les rapports de l'endoderme et de l'ectoderme dans la région du germe. Nous avons bien spécifié l'obliquité de la coupe, de laquelle il résulte que, en passant en revue les figures à partir de la figure 60 pour finir par la figure 70, on va de l'extrémité gauche à l'extrémité droite du germe. Or sur les premières figures (60 à 64) l'existence d'une ligne primitive est manifeste; puis l'endoderme devient libre, mais il est manifestement le siège (figures 67 et 68 surtout) d'une production de cellules qui s'interposent à sa surface supérieure, c'est-à-dire que nous assisterions à la toute première production du mésoderme à l'extrémité antérieure de la ligne primitive. Nous arrivons donc ici à une conclusion semblable à celle indiquée pour la pièce précédente : seulement l'embryon rentrerait, comme orientation, dans le cas le plus général, à savoir avec la tête dirigée vers le côté droit de la mère. Nous avons spécifié précédemment que le corps jaune était également dans l'ovaire droit.

Le stade dont nous venons d'achever l'étude nous présenterait encore à examiner quelques détails relatifs aux rapports de l'œuf avec le terrain maternel, et aux modifications de la muqueuse utérine (fig. 59). Pour éviter de fragmenter inutilement cette importante question, nous en réservons l'étude pour un stade ultérieur, où nous pourrons reprendre et suivre sans interruption ces transformations. On voit donc, en résumé, que nous avons ici examiné deux points principaux. D'une part la dislocation de la masse ectodermique; sur cette question nos préparations sont très démonstratives et nos résultats très nets ; ils gagneront cependant encore en précision par les études qui vont suivre. D'autre part certaines dispositions qui font penser aux premières indications d'une ligne primitive; sur cette question nos préparations sont peu démonstratives, en l'absence d'une règle précise propre à nous fixer sur l'orientation de l'embryon; aussi nous abstiendrons-nous de formuler toute conclusion à cet égard. C'est seulement avec les stades qui vont suivre que nous trouverons des faits nettement démonstratifs.

4° *Fosse amniotique.*

Supposons que, sur l'une des figures que nous venons d'étudier, par exemple sur la figure 68, on enlève, par la pensée, les fragments

en lesquels est réduite la partie supérieure de la masse amniotique; on se trouvera alors en présence d'une fosse rappelant assez bien l'aspect classique de la gouttière médullaire, c'est-à-dire présentant un fond (plancher), et des bords ou plis latéraux. Cette fosse sera la cupule amniotique limitée par les plis amniotiques. Ce que nous venons de supposer se réalise en effet, par un processus qu'il nous est assez difficile de préciser dans tous les détails, sans doute faute de pièces assez nombreuses, mais dont nous concevons assez bien la marche générale en comparant les dernières figures de la planche II, avec les premières figures de la planche III.

Cette comparaison doit porter essentiellement sur les dimensions relatives et les dimensions absolues des parties. Ainsi sur les figures 52 et 58 on voit que la formation amniotique n'occupe environ que le tiers de l'hémisphère supérieur de la vésicule blastodermique; au contraire, sur les figures 71 et 80, que nous allons étudier dans un instant, la fosse ou cupule amniotique occupe largement la moitié de cet hémisphère, et sur les figures 86 et 87 elle arrivera à en occuper presque toute l'étendue. Il y a donc accroissement inégal dans les diverses parties de la vésicule blastodermique, l'accroissement est prépondérant dans la formation amniotique; mais en celle-ci c'est la base, le fond en plancher de la cupule qui s'accroît; le toit disloqué n'est pas le siège d'une multiplication cellulaire, et ses fragments, en supposant qu'ils ne soient pas le siège d'une résorption, deviennent relativement de plus en plus petits, n'étant pas soumis à l'accroissement des parties sous-jacentes; leur dislocation s'accentue de plus en plus; ils se trouvent écartés les uns des autres, et mettent de plus en plus au jour la cavité de la cupule amniotique qu'ils recouvraient et bouchaient primitivement.

A côté de ces différences dans les dimensions relatives des parties, il faut encore noter l'accroissement absolu de la formation amniotique. Les figures 60 à 70 de la planche II sont à un grossissement de 230 fois; il en est de même des figures 73 à 76 de la planche III. Il est donc facile de voir que la formation amniotique, sans augmenter notablement en épaisseur, a presque doublé dans ses dimensions transversales. Mais si cette extension n'a porté que sur le fond de la cupule, et non sur les fragments de son toit, il est évident que ces fragments seront de plus en plus disloqués, écartés les uns des autres, et ne représenteront bientôt plus que

des débris insignifiants relativement à la formation amniotique persistante et en voie d'accroissement.

Enfin, comme ces fragments disparaissent complètement à mesure que se développent la fosse et les plis amniotiques, il faut admettre qu'ils sont soumis à une résorption graduelle, dont toutefois nous n'avons pu suivre le processus dans ses détails.

Ce que nous venons d'indiquer, d'après une série de vues *a priori*, se vérifie, sur trois pièces, dont l'une a donné les figures 71 à 76, l'autre la figure 77, et la dernière enfin les figures 79, 80.

I. La première pièce (pièce *d*) est d'un murin récolté en Touraine le 4 avril. Le corps jaune était dans l'ovaire gauche. La figure 72 représente l'ensemble d'une coupe transversale de la corne droite avec l'œuf qu'elle contient, à un grossissement de 12 fois. On remarquera que les dimensions extérieures de cet utérus ne sont pas supérieures à celles de la figure 35; mais il n'en est pas de même de la cavité utérine, dont le diamètre est ici presque double, ce qui est bien en rapport avec l'état plus avancé de l'œuf. Cet œuf est repris à un grossissement de 72 fois dans la figure 71, qui correspond à l'extrémité de la formation amniotique dirigée vers le côté droit de la mère. On y voit un volumineux débris d'ectoderme amniotique adhérent à la surface utérine, et, par l'un de ses bouts, au pli amniotique correspondant. Comme des débris semblables sont présents sur 18 coupes, nous n'avons pu représenter toutes ces coupes; nous donnons seulement à un grossissement d'environ 220 fois, la cinquième après la précédente (fig. 73), puis la sixième et la septième (fig. 74, 75), et enfin, après interruption de 6 coupes, la quatorzième coupe (fig. 76). Cela suffit pour donner une idée des dispositions irrégulières des débris disloqués. Leurs formes et places correspondent bien à ce qui donnerait l'étirement et la dislocation des figures 60 à 70, et on pourra même observer une coïncidence assez précise entre par exemple les figures 76 et 69, ou entre les figures 75 et 66. Après la figure 76 la formation amniotique se poursuit encore sur un certain nombre de coupes, mais sans trace bien évidente de débris ectodermiques. Nous devons ajouter que nous n'avons figuré ici que les débris se présentant sous la forme d'une masse bien nette, à cellules bien conservées; mais que, par places, sur de nombreux points, nous trouvons, accolés à la surface utérine qui forme couvercle sur la fosse amniotique, d'autres débris, au premier abord méconnais-

sables, formés de cellules peu distinctes, aplaties; ce sont certainement des fragments en voie de résorption.

Quant aux rapports de connexions entre l'endoderme et l'ectoderme, c'est-à-dire quant aux dispositions relatives à la ligne primitive et à l'orientation de l'embryon, cette pièce ne nous donne encore rien de précis. Il est probable que les coupes ne sont pas bien exactement transversales, mais légèrement obliques. Un indice de ligne primitive, qui existe dans la partie médiane de la figure 73, c'est-à-dire à la portion du germe dirigée à droite (voir les indications ci-dessus), se dévie latéralement (vers le côté gauche de la figure) sur les figures 75 et 76, et, sur la moité droite de cette figure 76, l'endoderme a peut-être les dispositions (légère indication d'un commencement de dédoublement) qui le caractérisent en avant de la ligne primitive. Mais n'ayant pu déterminer exactement le sens de l'obliquité probable des coupes, nous ne saurions dire si dans ce cas la ligne primitive est à la partie gauche ou à la partie droite du germe, c'est-à-dire si l'orientation est telle que la tête soit à droite ou à gauche. Cependant, comme la figure 73 appartient bien évidemment à la région droite, puisque les coupes, quelque obliques qu'elles puissent être, sont en définitive des coupes transversales se succédant de droite à gauche, et que sur cette figure la ligne primitive est bien nette, comparativement aux suivantes, et en comparant notamment avec la figure 76, nous serions porté à penser que l'orientation était telle que la tête de l'embryon serait vers la gauche. Or, répétons-le, c'est précisément ce fait de trouver si souvent la tête à gauche, dans les cas où cette interprétation est douteuse, alors que cette orientation est si rare d'après les observations où l'interprétation est évidente (fœtus très avancés), qui nous porte à une grande réserve et nous force à nous abstenir de toute conclusion définitive sur les dispositions de la ligne primitive. Notons qu'ici encore nous avons signalé ce fait que le corps jaune est à gauche. C'est peut-être un argument, mais non un argument décisif, en faveur de l'interprétation que nous avons hasardée.

II. La seconde pièce (fig. 77) est d'un murin récolté également en Touraine le 4 avril (pièce *e*). Le corps jaune était également dans l'ovaire gauche. La figure 77, à un grossissement de 72 fois (comme la figure 71), nous montre que les dimensions de la fosse amniotique ont sensiblement augmenté. Aussi les débris ou fragments ectodermiques disloqués sont devenus beaucoup moins abon-

dants; nous n'en trouvons plus qu'un, celui qui est représenté sur la figure; mais il est présent sur sept coupes, et, sur l'une d'elles, il est rattaché par un mince pédicule aux éléments du plancher de la fosse amniotique, comme on le voit pour certains fragments analogues de la pièce précédente, sur les figures 75 et 76.

Cette pièce ne représente rien de bien précis quant à la ligne primitive. Il semblerait que l'orientation serait telle que la tête est à gauche, le corps jaune siégeant dans l'ovaire droit. La pièce avait été débitée de manière à obtenir des coupes longitudinales; mais elle a donné des coupes très obliques.

III. Enfin la troisième pièce (figures 79 et 80) est d'un murin récolté à Aiguesmortes le 27 avril (pièce *f*). Débitée en coupes longitudinales (parallèles à l'axe des cornes utérines), elle nous a donné par reconstitution la figure 79, qui est une vue d'ensemble de tout l'utérus et de ses annexes. On constate que le corps jaune est ici encore dans l'ovaire gauche. Le volume des parties a considérablement augmenté, par exemple comparativement à la figure 43 (pl. II), qui est, comme la fig. 79, à un grossissement de 9 fois. Mais c'est surtout le volume de l'œuf lui-même qui est devenu plus considérable; il prend maintenant une forme allongée dans le sens de l'axe du canal de la corne, et la portion de ce canal qui le contient se dessine nettement comme cavité spéciale de gestation, à l'ampliation graduelle de laquelle nous allons assister dans les stades suivants. Cet œuf a été repris, à un grossissement de 72 fois, dans la figure 80. La fosse amniotique est maintenant très étendue. Aussi les fragments ectodermiques disloqués sont-ils de plus en plus réduits. Nous n'en trouvons qu'un de bien net, tel qu'il est représenté dans la figure 80 (en *a*); mais sur une autre coupe, sur un point qui correspondrait à celui désigné par la lettre *b* sur la figure 80, nous croyons constater la présence d'un petit fragment conique, à éléments méconnaissables, en voie de résorption.

Avec cette pièce se termine la courte série de celles où nous voyons l'ectoderme éliminer celles de ses parties qui recouvraient primitivement la fosse amniotique; le creusement de la masse amniotique est maintenant achevé, et la fosse qui en résulte se présente comme formée d'un fond ou plancher épais qui est une véritable tache embryonnaire et aux dépens duquel se développeront les lames médullaires. Ce fond de la fosse amniotique se continue, sur ses bords, avec le reste de l'ectoderme, par une partie légère-

ment soulevée; ce sont les rudiments des *plis amniotiques* qui règnent sur toute la périphérie de la fosse.

Mais cette pièce (fig. 79, 80) est encore intéressante pour les rapports entre l'endoderme et l'ectoderme; c'est de toutes les séries de coupes relatives aux présents stades, celle qui nous présente les préparations les plus nettes, se prêtant à une interprétation précise de la ligne primitive. Nous avons dit qu'il s'agit de coupes parallèles à l'axe des cornes utérines (fig. 79), c'est-à-dire parallèles à l'axe du futur embryon. La figure 80 représente une des coupes médianes, c'est-à-dire passant par cet axe; on voit que l'endoderme est différemment disposé sur la partie droite de la figure (en *d*, extrémité de l'embryon tournée vers le côté gauche de la mère) et sur la partie gauche (en *c*, extrémité de l'embryon tournée vers le côté droit de la mère). En *d*, l'endoderme est fusionné avec l'ectoderme; cette partie représente la ligne primitive. En *c* l'endoderme est libre, et, au point de jonction avec la partie *d*, il est, à sa face supérieure, le lieu de production de nouvelles cellules qui représentent des éléments mésodermiques. L'orientation du futur embryon est donc telle que la tête est à droite, la queue à gauche. C'est l'orientation de beaucoup la plus fréquente d'après l'étude des embryons bien développés, bien reconnaissables. Quant au corps jaune, nous avons vu qu'il siégeait dans l'ovaire gauche (voir la figure 79). Désormais, sur les pièces qui vont suivre, nous retrouverons une indication semblablement précise de la ligne primitive, et nous verrons s'accentuer la production du mésoderme, d'abord aux dépens de la région endodermique située immédiatement en avant de l'extrémité antérieure de la ligne primitive.

5° *Plis amniotiques et production du mésoderme.*

Dans les pièces que nous venons d'étudier, la fosse amniotique n'était encore limitée, sur ses bords, que par une légère saillie ectodermique en forme de crête; souvent cette crête était encore en continuité avec l'un des fragments de dislocation (fig. 74, 80); en tout cas elle était pleine, à peine légèrement excavée à sa face inférieure. Dans les pièces que nous allons examiner, cette saillie se creusera nettement à sa face inférieure, et s'avancera, libre et indépendante, sur la fosse amniotique, affectant ainsi la disposition de plis à double feuillet. Dès lors nous pouvons employer pour cette partie la dénomination de *plis amniotiques*, et le développement de

l'amnios, après avoir débuté sous une forme si singulièrement aberrante, va se poursuivre selon un mode classiquement connu pour la plus grande majorité des vertébrés pourvus d'un amnios. En même temps ces pièces vont nous permettre définitivement de distinguer nettement, dans les rapports de l'endoderme avec l'ectoderme, deux régions, l'une postérieure ou de la ligne primitive, l'autre antérieure, et ces dispositions seront tout aussitôt en rapport avec l'apparition d'un mésoderme nettement différencié. C'est pourquoi nous donnons à l'étude de ces pièces le titre de *plis amniotiques et formation du mésoderme.*

Nous ferons cette étude au moyen de cinq pièces, qu'il a été assez facile de disposer en série, d'après le volume et l'état de développement des parties : la première a donné les figures 81, 82; la seconde les figures 84, 85; la troisième les figures 86, 87; la quatrième les figures 92, 94; enfin la cinquième les figures 95 et 96. Les figures 88, 89, 90, 91, qui ne sont pas énumérées ici, sont relatives à l'évolution de l'ectoderme chorial, à sa pénétration dans le terrain maternel (origine de l'angio-plasmode placentaire) et sont en partie empruntées à une pièce dont nous n'avons pas figuré la région amniogène (ou embryogène), parce que une telle figure n'aurait fait que répéter ce que nous donnaient déjà les autres préparations.

I. Une première pièce (pièce *g*) nous a donné les figures 81 et 82. Elle est d'un murin récolté à Avignon le 8 mai. Le corps jaune était dans l'ovaire gauche; l'utérus a été débité en coupes longitudinales, c'est-à-dire parallèles à l'axe de ses cornes; la figure 81 représente une coupe qui nous semble, par comparaison avec celles qui la précèdent et celles qui la suivent, passer exactement par l'axe du blastoderme, c'est-à-dire par le plan médian antéro-postérieur du futur embryon (l'embryon étant toujours orienté parallèlement à l'axe des cornes utérines, avec soit, le plus souvent, la tête du côté de l'ovaire droit, la région postérieure vers l'ovaire gauche, soit, plus rarement, la tête du côté de l'ovaire gauche). On remarquera que cette figure est seulement au grossissement de 39 à 40 fois, ce qui permettra de juger que les parties ont augmenté dans leurs dimensions, en comparant par exemple avec les figures 71 et 77 qui sont à un grossissement de 72 fois. Sur l'ensemble de cet œuf et de la cavité qui le contient, nous ne nous arrêterons pas, la figure étant assez explicite pour les dispo-

sitions de parties qui, sauf les dimensions, sont semblables à ce que nous avons vu avec les pièces précédentes.

La fosse amniotique de la figure 81 est reprise, à un grossissement 210 fois environ, dans la figure 82 ; c'est le même grossissement que pour les figures 73 à 76, de sorte qu'il est facile de se rendre compte de l'augmentation d'étendue en surface que présente la fosse amniotique. Cette augmentation est aussi facile à constater en comparant avec la figure 80; quoique les grossissements employés ne soient pas les mêmes. Mais s'il y a augmentation bien notable en surface, il y a très peu d'augmentation en épaisseur (en tenant compte des formations ectodermiques seules, et à part certains épaississements endodermiques). La fosse amniotique s'est donc graduellement étalée; son plancher est devenu plat, au lieu de saillant et bombé (figures 73 à 76); en même temps ses bords se sont un peu relevés, et la face inférieure de ces bords est un peu creusée; ils commencent à dessiner de véritables plis amniotiques.

Mais les dispositions les plus intéressantes de cette pièce sont relatives à l'endoderme, dans ses rapports avec l'ectoderme, dans la région amniotique (ou du futur embryon). Cet endoderme peut être distingué en trois régions, qui, sur la figure 82, sont indiquées par les lettres *a*, *b*, *c*, en allant de gauche à droite. Dans la région *a* l'endoderme est soudé à l'ectoderme, et il est difficile, au niveau des cellules d'union, de faire la part de ce qui revient au feuillet externe et au feuillet interne; ce sont là les caractères d'une *ligne primitive*. Dans la courte région *b*, l'endoderme, qui commence à se séparer de l'ectoderme, est fortement épaissi; c'est l'indication de la première apparition du mésoderme en avant de la ligne primitive, car cet épaississement de l'endoderme primordial donnera lieu, par son dédoublement, au mésoderme et à l'endoderme secondaire ou définitif; enfin dans la région *c* l'endoderme, bien indépendant, est d'une seule couche de cellules plates, fusiformes sur une coupe; ce sont là les caractères de l'endoderme au niveau ou en avant de la future extrémité céphalique. Nous pouvons donc dès maintenant reconnaître que l'embryon qui proviendra de la fosse amniotique de la figure 82 aura pour extrémité postérieure la région *a* de cette figure, et pour extrémité antérieure la région *b*. Or, comme nous avons ici une coupe faite parallèlement à l'axe des cornes utérines, il en résulte, d'après les explications de la figure 81,

que cet embryon aurait eu la tête dirigée vers le côté gauche de la mère (vers le plan médian de l'utérus), et la queue vers le côté droit (vers l'ovaire droit), disposition relativement rare, du moins d'après la statistique, rapportée plus haut, faite avec les utérus contenant des embryons ou des fœtus très avancés dans leur développement. Il a été dit que, pour la présente pièce, le corps jaune était dans l'ovaire gauche.

II. Une seconde pièce (fig. 84, 85) est d'un murin récolté à Aiguesmortes le 10 mai (pièce *h*). Cette fois l'utérus a été débité en coupes transversales (perpendiculairement à son axe) en commençant par le côté droit pour finir par le côté gauche. La figure 84 représente, à un grossissement de 35 à 40 fois, l'ensemble de l'œuf et de la cavité qui le contient. Une petite masse ectodermique, provenant de la dislocation amniotique, est encore présente, accolée à la paroi supérieure de la cavité utérine (en *a*). On voit que l'étendue en surface de la fosse amniotique a considérablement augmenté, proportionnellement à l'accroissement de l'ensemble de la vésicule blastodermique, car maintenant cette fosse amniotique occupe presque tout l'hémisphère supérieur de la vésicule (comparer avec la figure 71). La fosse amniotique est reprise, à un grossissement de 160 à 200 fois, dans la figure 85. L'aspect de cette figure est tel qu'au premier abord, on se croirait en présence de la coupe transversale d'une gouttière médullaire. Mais, est-il besoin de le dire, ce n'est pas seulement une gouttière médullaire que nous avons ici, mais bien une formation ectodermique comprenant tout l'ectoderme du futur embryon, et même l'ectoderme extra-embryonnaire, c'est-à-dire de l'amnios. Ce n'est que plus tard que la gouttière médullaire se différenciera dans les parties centrales de cette fosse amniotique (voir les figures de la planche IV); mais déjà ses limites sont légèrement indiquées ici par de légères inflexions de la surface de l'ectoderme.

Cette pièce nous paraît correspondre exactement au même stade de développement que celle de la figure 82; c'est comme la même pièce, mais débitée en coupes transversales, au lieu de coupes longitudinales. Et en effet, les premières coupes (région droite du germe) reproduisent exactement ce qu'on aurait si l'on supposait une coupe transversale de la pièce précédente, dans la région *c* de la figure 82, c'est-à-dire que l'endoderme est libre, et formé d'une seule couche de cellules plates (fusiformes). Puis viennent quelques

coupes où l'endoderme est surmonté d'une masse assez épaisse de cellules disposées à sa face supérieure, c'est-à-dire qu'on a les dispositions de la région *b* de la figure 82; on est en présence d'une formation mésodermique en avant de la tête de la ligne primitive. Cette formation mésodermique reste concentrée sur la région médiane de la coupe, ne s'étendant que peu latéralement. Puis vient une plus nombreuse série de coupes, dont l'une est précisément représentée dans la figure 85, coupes qui correspondent à la région *a* de la figure 82 (voir la ligne x, x sur cette figure 82) et qui nous montrent la constitution du blastoderme dans la région de la ligne primitive (extrémité gauche du germe). Ici des dispositions nouvelles sont à signaler, relativement à la ligne primitive et au mésoderme. Sur la partie médiane, axiale (en 1, fig. 85) est la ligne primitive, au niveau de laquelle on ne peut distinguer ce qui est ectoderme d'avec ce qui est endoderme, ces deux feuillets étant soudés en une plaque dont les cellules paraissent se multiplier en se répartissant pour aller les unes à droite, les autres à gauche, et donner ainsi naissance au mésoderme, de sorte que, en s'en tenant à cette plaque axiale, on peut interpréter l'origine du mésoderme aussi bien en le faisant venir de l'ectoderme, comme le soutiennent plusieurs auteurs pour le poulet et pour le lapin par exemple, qu'en le faisant venir de l'endoderme. Mais de chaque côté de la plaque axiale, l'ectoderme étant bien limité à sa face inférieure, on trouve au-dessous de lui l'endoderme formé de deux rangées de cellules; c'est l'endoderme primitif, qui va bientôt se dédoubler en mésoderme et en endoderme secondaire ou définitif (on verra ce dédoublement dans la figure 87). Ici l'origine endodermique n'est pas douteuse; les dispositions et les idées qui s'y rattachent, relativement à l'origine du mésoderme, sont tellement identiques à ce que nous avons figuré pour le poulet (voir la planche XI de notre *Atlas d'embryologie*) que nous nous contenterons, pour le moment, de renvoyer le lecteur à nos précédentes publications, dans lesquelles nous avons soutenu l'origine endodermique du mésoderme [1].

1. *Etudes sur la ligne primitive de l'embryon du poulet* (Annales des sciences naturelles, t. VII, 1880). — *De la formation du blastoderme dans l'œuf d'oiseau* (Annales des sciences naturelles, t. XVIII, 1884). — Voir plus particulièrement, comme résumé et conclusion de ces recherches : *La signification morphologique de la ligne primitive* (L'homme, Journal des sciences anthropologiques, 1885, n[os] 15 et 16).

Nous voyons donc maintenant que, d'après la constitution des diverses régions du blastoderme, la pièce des figures 84 et 85 est d'un embryon orienté avec la tête à droite et la queue à gauche. Le corps jaune était cependant dans l'ovaire gauche.

III. Nous considérons comme faisant suite immédiatement à la pièce précédente celle qui nous a donné les figures 86 et 87 (pièce *i*); en effet nous allons y voir le mésoderme commencer à acquérir son indépendance, par rapport à l'endoderme, et les dimensions de l'ensemble, particulièrement les dimensions relatives de la fosse amniotique, montrent bien qu'il s'agit d'un degré de développement un peu plus avancé que pour la pièce précédente. Il s'agit ici d'un murin capturé dans le midi de la France (Avignon) le 8 mai. La pièce a été débitée en coupes transversales en allant de droite à gauche. Le corps jaune était dans l'ovaire droit. La figure 86 représente l'ensemble d'une coupe du renflement de gestation dans la corne droite. Elle est au grossissement de 12 fois, comme la figure 72, ce qui permet de bien voir l'accroissement graduel du volume des parties, contenant et contenu. La figure 87, au grossissement de 35 à 40, représente l'ensemble de l'œuf, sur une coupe de la région de la ligne primitive. Cette figure, qui est au même grossissement que la figure 84, doit être mise en comparaison à tous égards avec celle-ci, aussi bien au point de vue des dimensions des parties, qu'au point de vue de l'étude de la fosse amniotique et du mésoderme.

Au point de vue de la fosse amniotique, on remarquera que ses bords prennent maintenant la disposition en plis amniotiques bien caractérisés; les plis se relèvent nettement et se dirigent vers le centre de la figure, marquant leur tendance à se rejoindre pour effectuer l'occlusion de la cavité amniotique.

Au point de vue du mésoderme, les coupes, passées en revue de droite à gauche, nous montrent que l'embryon était orienté avec la tête à droite. En effet, les premières coupes montrent un endoderme sans connexions avec l'ectoderme, mais formé de deux rangs de cellules (exactement comme les régions 2, 2, de la figure 85). C'est la région antérieure de l'endoderme (la région *c* de la figure 82) qui commence à son tour à donner naissance à des éléments mésodermiques, mais sur une courte étendue, aussi bien dans le sens transversal que dans le sens longitudinal. Puis viennent quelques coupes où cette formation mésodermique est remarquable par un

fort renflement de sa partie médiane; c'est la région correspondant à celle marquée *b* dans la figure 82. Enfin, on arrive sur la région de la ligne primitive, dont la figure 87 représente une des coupes. En comparant cette figure 87 avec la figure 84 (ou la figure 85) on voit que le mésoderme, de chaque côté de la ligne primitive ou plaque axiale, vient de devenir indépendant de l'endoderme, et qu'il s'étend de chaque côté au-dessous et dans toute l'étendue de la fosse amniotique. Que ce mésoderme devienne également indépendant dans la région antérieure (en avant de la ligne primitive) et nous aurons assisté à la série complète des processus qui caractérisent l'apparition du feuillet moyen.

IV. C'est en effet ce que nous trouvons sur la pièce qui nous a donné les figures 92 à 94 (pièce *k*)[1]. Il s'agit d'un Murin capturé à Aiguesmortes le 25 avril. Le corps jaune était dans l'ovaire droit. La pièce fut débitée en coupes transversales en allant de droite à gauche, c'est-à-dire de la future région antérieure vers la future région postérieure de l'embryon, puisque, comme on va le voir, cet embryon était orienté, selon le mode le plus fréquent, de manière à avoir la tête à droite. Les premières coupes portant sur la fosse amniotique (sur sa partie la plus antérieure) nous montrent un mince feuillet mésodermique bien indépendant, sur toute son étendue, interposé entre l'ectoderme et le mésoderme; ces premières coupes n'ont pas été représentées dans nos planches. Puis viennent quelques coupes où ce feuillet mésodermique est indépendant de l'ectoderme à sa périphérie (voir fig. 92), tandis que dans sa partie médiane il adhère encore à l'endoderme, et forme un assez gros renflement dans sa partie toute centrale; l'une de ces coupes est représentée par la figure 92; nous sommes ici dans la région dite de la tête de la ligne primitive (la région *b* sur la fig. 82). Vient ensuite une série nombreuse de coupes portant sur la ligne primitive : celles de sa partie antérieure sont représentées par la figure 93; celles de sa partie postérieure par la figure 94. On voit, en comparant ces deux figures, que le mésoderme, adhérent à l'endoderme dans la région antérieure de la ligne primitive (fig. 93), s'en sépare complètement dans la région postérieure (fig. 94); ce sont les dispositions comme celles de la figure 94 qui

1. La pièce *j* n'a pas été employée pour l'étude de l'amnios ou région de l'embryon; elle aurait fait double emploi avec la pièce *i*; elle a seulement servi pour l'étude (ci-après) des végétations ectodermiques placentaires et de la muqueuse utérine (fig. 89).

peuvent amener à penser que le mésoderme est d'origine ectodermique, c'est-à-dire qu'il provient de cellules issues de la partie profonde de la ligne primitive ectodermique et allant se disposer en feuillet moyen de chaque côté de cette ligne.

Outre ces détails sur les rapports du mésoderme, dans ses diverses régions, avec les deux autres feuillets, faisons remarquer que les figures 92 à 94 nous montrent que ce mésoderme a acquis dès maintenant une certaine puissance, une épaisseur notable; il est formé de plusieurs assises de cellules. A sa périphérie (au niveau de ses bords) ces assises commencent à se séparer pour dessiner deux courts prolongements (*a* et *b*, fig. 94), dont l'un se dirige en haut, vers l'angle que dessinent les deux feuillets des replis amniotiques, replis encore peu accentués du reste, dont l'autre se dirige en bas, entre l'ectoderme et l'endoderme. Le premier prolongement est l'origne du mésoderme amniotique; le second est le mésoderme qui appartiendra à la vésicule ombilicale.

Nulle part le mésoderme que nous venons d'étudier ne présente encore de trace de clivage, de formation d'un cœlome, de division en une lame interne (fibro-intestinale) et une lame externe (cutanée). Ce n'est qu'ultérieurement que nous assisterons à ce clivage, dont la production nous présentera quelques particularités assez spéciales.

V. Nous terminons l'étude de ce stade par l'examen des figures 95 et 96. Elles vont nous montrer un état plus avancé de l'amnios et du mésoderme, mais sans que dans ce dernier il y ait encore aucune trace ni de clivage cœlomatique, ni d'apparition de l'allantoïde, deux processus qui sont, avec plusieurs autres, caractéristiques du stade suivant.

Il s'agit ici (pièce *l*) d'un Murin capturé à Aiguesmortes le 25 avril. Le corps jaune était dans l'ovaire droit. La pièce a été débitée en coupes transversales en commençant par le côté droit, pour finir par le côté gauche, c'est-à-dire, comme le montre l'étude minutieuse de la série des préparations, en allant de la future région céphalique de l'embryon vers sa future région caudale, l'orientation répondant ici à ce qui est le cas infiniment le plus fréquent (tête à droite). La figure 95 représente une coupe prise dans la série de celles qui portent sur la région antérieure de la ligne primitive; cette figure est au grossissement de 35 à 40 fois, le même que pour les figures 84 et 87, ce qui permet de se rendre compte de l'augmentation des

dimensions des parties. Notons que, par exception à ce que nous avons généralement remarqué pour la succession des pièces précédentes, l'accroissement porte plus sur l'ensemble de l'œuf que sur les dimensions relatives de la fosse amniotique.

Portons d'abord notre attention sur cette fosse amniotique. Elle est maintenant limitée par des replis amniotiques tout à fait bien caractérisés; chaque repli amniotique est maintenant nettement formé de deux lames, qui, selon la nomenclature classique pour l'amnios des autres vertébrés, peuvent être distinguées en une interne ou amnios proprement dit, et une externe ou lame choriale. La lame interne ou proprement amniotique est devenue très mince, et le deviendra de plus en plus par la suite, se réduisant à une seule couche de cellules, qui, à peu près cubiques actuellement, deviendront ultérieurement plates, très minces, fusiformes sur les coupes. La lame externe ou choriale rampe sur la surface utérine dont l'épithélium a disparu, et donnera naissance, comme les autres régions de l'épithélium chorial, à la formation angio-plasmodiale du placenta. Ce qu'il y a de particulier à décrire encore c'est la manière dont se rejoignent, vers le sommet du pli amniotique, la lame interne et la lame externe. Il semble que la lame externe dépasse l'interne, forme seule le sommet du pli amniotique (fig. 96, en *a*), la lame interne venant se terminer sur elle par une cellule à coupe triangulaire (fig. 96, *b*), qui, selon les régions, se trouve rejetée au-dessous du sommet du pli, sur une étendue pouvant être équivalente au diamètre de une, deux ou trois cellules (une seulement sur la figure 96). Ce sont là des dispositions qui sont un reste de celles qui existaient primitivement, à la suite de la dislocation du couvercle de la masse amniotique. On constatera en effet, sur les figures 71, 80, et même sur les figures 92 à 94, que les dispositions primitives sont telles qu'il semble que l'occlusion de l'amnios se dispose à se faire non par un véritable pli à deux lames, mais par une seule lame qui, faisant suite à l'ectoderme chorial du reste de l'œuf, abandonnerait les bords de la fosse amniotique, pour marcher seule et isolée à la rencontre de la lame semblable du côté opposé. Ces dispositions, en apparence insignifiantes, prendront cependant une certaine importance par la suite, lorsque nous étudierons certaines particularités de l'occlusion de l'amnios chez le Murin. Nous en ferons l'étude plus loin; mais nous devions les signaler dès maintenant, car elles ne sont pas sans rapport avec

ce qui a été décrit pour d'autres mammifères (Hubrecht; amnios du hérisson; voir notre figure LXXII, *in Placenta des Rongeurs*, p. 276), ainsi que nous le verrons en présentant quelques considérations historiques et critiques sur ce sujet.

Quant au mésoderme, il présente dans ses diverses régions exactement les mêmes dispositions que sur la pièce des figures 92 à 94. Seulement il est plus puissant, c'est-à-dire à la fois plus épais et plus étendu. Son augmentation en épaisseur est bien sensible en comparant aux figures 92-94 la figure 95 qui est une coupe de la région de la ligne primitive. Son augmentation en étendue porte essentiellement sur le prolongement qui va constituer le mésoderme de la vésicule ombilicale (*mo*, fig. 95). Ce prolongement descend actuellement, entre l'ectoderme et l'endoderme, presque jusque vers l'équateur de la sphère de l'œuf. Il n'est encore composé que d'une couche de cellules (fig. 96).

Nous arrêterons ici cette description de la formation de l'amnios, dont l'achèvement, l'occlusion s'accomplira, dans le stade suivant, selon un mode assez conforme à celui qui est connu d'après les descriptions classiques. Nous résumerons plus loin, dans une vue et un schéma d'ensemble, les dispositions singulières qui viennent de nous être présentées par ces premiers stades où nous avons vu se produire une masse amniotique pleine, qui se disloque, se creuse en une fosse amniotique, dont les bords se relèvent en plis amniotiques définitifs. Mais avant de présenter ce résumé, qui nous entraînera assez loin dans des considérations d'embryologie comparée, il nous faut étudier les rapports qu'affecte la surface de l'œuf avec le terrain maternel au cours des stades que nous venons d'étudier.

6° *Fixation de l'œuf.*

Le présent chapitre a été intitulé : *fixation de l'œuf et apparition de l'amnios*, et cependant nous n'avons pas encore, sauf quelques indications tout au début, parlé des rapports de l'ectoderme avec la muqueuse utérine, c'est-à-dire de la fixation de l'œuf. C'est que l'étude de la masse amniotique, de sa dislocation et de son creusement en fosse, puis de la formation des plis amniotiques sur les bords de cette fosse, demandait à être traitée dans des paragraphes particuliers, de même que les détails de l'apparition du mésoderne; mais l'étude de la fixation de l'œuf ne saurait être émiettée en une

série de subdivisions semblables; les processus sont ici beaucoup plus simples, gagnent en clarté à être examinés dans une vue d'ensemble, ou tout au moins à ne comporter que deux subdivisions, à savoir : l'état de l'ectoderme depuis l'apparition de la masse amniotique jusqu'à l'achèvement de la fosse amniotique, d'une part, et d'autre part son état et ses modifications pendant la formation des plis amniotiques et du mésoderme.

Sous le titre de *fixation de l'œuf* nous allons en effet examiner comment l'ectoderme adhère d'abord au terrain maternel par simple contiguïté intime de surfaces, puis par pénétration de végétations cellulaires (poussées ectodermiques); mais nous aurons en même temps à voir les transformations qui se produisent corrélativement dans la muqueuse utérine (disparition complète de l'épithélium, multiplication des capillaires maternels et modifications de leur endothélium). Or, à ce double point de vue (ectoderme fœtal, muqueuse maternelle), les choses ne se passent pas de même au niveau de l'hémisphère supérieur et inférieur de l'œuf : c'est seulement dans l'étendue de l'hémisphère supérieur que se produit une fixation aboutissant à la pénétration de l'ectoderme dans la muqueuse modifiée; dans l'hémisphère inférieur, parties fœtales et maternelles restent bien distinctes, très peu modifiées; c'est donc par quelques indications sur ces processus plus simples que nous commencerons.

1° *Hémisphère inférieur de l'œuf.* — Nous avons déjà donné, en étudiant l'extension de l'endoderme (fig. 35, 36, pl. II), quelques indications sur cet hémisphère inférieur, sur les légers épaississements ectodermiques qu'il présente, sur la manière dont les saillies qu'il dessine s'engrènent avec les dépressions du coussin villeux de la paroi inférieure de la loge utérine (fig. 36), sur la dégénérescence peu accentuée (ne donnant pas lieu à d'abondants détritus épithéliaux) de l'épithélium de ces villosités utérines interglandulaires, et enfin sur la manière dont ces quelques débris épithéliaux restent attachés aux cellules ectodermiques correspondantes (figure 38). Or ces dispositions, constatées dès le début, restent sensiblement les mêmes pendant toutes les périodes que nous venons d'étudier; elles ne font que s'accentuer un peu plus. C'est ce qu'on constatera par un rapide coup d'œil sur les figures 39, 41, 44, 46, 48, 52, 58; puis sur les figures de la planche III (fig. 71, 80, 87) on verra l'ectoderme former des plis et des saillies un peu plus pronon-

cées. L'étude histologique de ces parties ectodermiques et de la portion correspondante de la muqueuse utérine est donnée, à grossissement de 400 fois, par la fig. 97 (pl. III). Cette figure est de la même pièce que les figures 95 et 96, c'est-à-dire se rapporte tout à fait à la fin de la période étudiée dans le présent chapitre (voir la partie A, B, de la fig. 95).

Cette figure 97 représente l'état des parties dans la région inférieure de l'œuf et les formes de transition vers la région supérieure. Tout en bas (en A) les parois de l'œuf sont formées par un endoderme de cellules très aplaties, fusiformes, très allongées sur la coupe (*in*), et d'un ectoderme à couches multiples de cellules cubiques ou légèrement cylindriques, se superposant par places de manière à former des saillies figurant comme des villosités pleines et massives; puis, en allant vers la partie supérieure, l'ectoderme se rapproche du terrain maternel (région B), s'applique sur lui, et tout en haut (région C) lui adhère en le pénétrant (dispositions qui seront examinées en faisant l'étude de l'hémisphère supérieur); en même temps l'endoderme se compose de cellules moins aplaties (région B), qui arrivent à prendre la forme cubique (région C). De même en suivant de bas en haut la surface de la muqueuse utérine, on la voit en bas (région *a*) revêtue d'un épithélium cylindrique dont les éléments subissent une multiplication peu intense avec désagrégation des cellules les plus superficielles. En allant de bas en haut, ces cellules épithéliales deviennent cubiques, puis très aplaties, et (région *b*) ne sont plus représentées que par des noyaux très colorables; enfin (région *c*) toute trace de l'épithélium utérin disparait là où l'ectoderme pénètre dans le terrain maternel. Nous voyons donc ici, d'une place à l'autre, les divers stades de l'atrophie et de la disparition de l'épithélium utérin, tels que nous les avons précédemment étudiés, en un seul et même lieu, mais en passant de pièces plus jeunes à des pièces plus avancées (voir les figures 27, 31, 33 et 34 étudiées dans le chapitre II). Ces formes de transition se trouvent également ici pour les capillaires, dont nous allons étudier dans un instant les transformations.

2° *Hémisphère supérieur de l'œuf.* — Nous avons dit que l'étude de cette région n'avait pas à être émiettée en subdivisions multiples, correspondant à chaque stade de la formation de l'amnios, mais ne pouvait comprendre que deux divisions, à savoir : depuis l'apparition de la masse amniotique jusqu'à l'achèvement de la fosse

amniotique, et d'autre part pendant la formation des plis amniotiques.

a. — Sur les pièces qui montrent la masse amniotique primitivement pleine et sa dislocation consécutive, la constitution de l'ectoderme sur l'hémisphère supérieur de l'œuf et ses rapports avec la muqueuse sont extrêmement simples. Toute trace de l'épithélium utérin a disparu (figure 59, pièce *c*). L'ectoderme est donc en contact immédiat avec les éléments conjonctifs superficiels de la muqueuse, et par places avec les capillaires (fig. 59) qui commencent à devenir plus abondants. Cet ectoderme est en général formé d'une seule couche de cellules (à part, cela va sans dire, la région même de la masse amniotique pleine), parmi lesquelles on trouve de nombreuses figures de caryocinèse (fig. 59). Il semble que, pour le moment, ces processus de division ont pour effet la multiplication des cellules dans le sens de l'étendue en surface de l'ectoderme et non dans le sens de son accroissement en épaisseur.

Sur les pièces qui montrent la fosse amniotique, les rapports de l'ectoderme et du terrain maternel sont un peu plus intimes. Les cellules ectodermiques sont souvent cylindriques et leur multiplication tend à les disposer sur deux ou plusieurs couches (fig. 78, pl. III). Mais cette légère et partielle stratification se produit de telle sorte que, tandis que la surface interne de l'ectoderme reste régulière, unie, en rapport avec l'endoderme, sa surface externe, sur laquelle seule se traduisent les épaississements locaux, présente de légères saillies mousses. Ces saillies s'engrènent avec des dépressions de la muqueuse utérine, de sorte que maintenant la fixation de l'œuf est plus accentuée, due à des rapports plus intimes entre les parties fœtales et maternelles. Ces rapports se caractérisent notamment, comme le montre la figure 78, par ce fait que les capillaires maternels les plus superficiels se trouvent en contact par une certaine étendue de leur surface avec l'ectoderme, et sont en partie logés dans les dépressions que dessine la surface de cet ectoderme.

Ce sont là des dispositions qui préludent à un processus semblable à celui que nous avons si souvent étudié déjà chez les rongeurs et chez les carnassiers, à savoir la pénétration de nombreuses poussées ectodermiques dans le terrain maternel et l'enveloppement des capillaires utérins superficiels par ces prolongements ectodermiques. Mais ici, nous allons voir se produire en même temps non

seulement une multiplication de ces capillaires maternels, mais encore des modifications très particulières de leurs parois, au moins en certaines régions.

b. — C'est ce qui a lieu dès le début de la période précédemment étudiée sous le nom de formation des plis amniotiques et apparition du mésoderme (figures 81 à 95).

La figure 83 (pièce *g*), qui est de l'hémisphère supérieur de l'œuf représenté dans son ensemble par la fig. 81 (pl. III), nous montre les premières modifications des capillaires. C'est d'abord leur grand nombre, dans la couche la plus superficielle de la muqueuse; ils sont rapprochés les uns des autres, mais cependant on trouve encore quelques cellules conjonctives, du chorion de la muqueuse, interposées entre eux. C'est ensuite l'hypertrophie des corps cellulaires de leurs parois. Les cellules endothéliales qui les forment, et qui précédemment étaient si minces et si plates qu'elles ne manifestaient leur présence que par le dessin du noyau appartenant à chacune d'elles (fig. 59 et 78), présentent maintenant un corps protoplasmique bien distinct, saillant vers la lumière du vaisseau, et cela aussi bien quand celui-ci est demeuré dilaté par le sang qui le gorge que lorsqu'il est vide et revenu sur lui-même. Le noyau de ces cellules n'est cependant guère modifié encore, et il a conservé sa forme allongée (sur les coupes) et son aspect brillant, que, sur les figures, nous avons essayé de rendre en le laissant à peu près entièrement en blanc. En même temps, du côté de l'ectoderme, nous notons (fig. 83) une multiplication abondante de cellules, d'où l'épaisseur et la stratification en plusieurs couches, dont la plus superficielle (l'externe) forme des saillies pénétrant de plus en plus dans la muqueuse utérine, entre les capillaires que nous venons de décrire.

La fig. 88, qui est de l'hémisphère supérieur de l'œuf représenté dans son ensemble par les figures 86 et 87 (pièce *i*), nous montre un état un peu plus avancé, du moins quant aux modifications des capillaires maternels. En effet l'ectoderme fœtal n'est pas plus épaissi, et ses saillies externes ne sont représentées ici que par une grosse et large poussée; mais au niveau de cette saillie il semble que les cellules ectodermiques ne conservent plus bien leur individualité, leurs limites ou lignes de séparation, et tendent à prendre la disposition plasmodiale; c'est ce qui aura lieu en effet, d'une manière évidente, sur les pièces que nous étudierons plus

loin. Quant aux capillaires utérins superficiels, ils forment une couche plus épaisse, et ils sont plus serrés les uns contre les autres, les cellules conjonctives interposées entre eux devenant de plus en plus rares. L'hypertrophie de leur paroi endothéliale est de plus en plus évidente : le protoplasma de ces cellules forme maintenant, pour quelques-uns d'entre eux, une couche continue, semée de noyaux allongés et réfringents.

La figure 89 est d'une pièce (pièce *j*) dont nous n'avons pas représenté les parties relatives soit à l'ensemble de l'œuf, soit à la région de l'amnios, parce que de telles figures auraient fait, avons-nous dit, double emploi avec celles fournies par d'autres pièces. Mais nous l'avons utilisée pour l'étude présente, parce que ses préparations étaient particulièrement démonstratives à cet égard. Il s'agit d'un Murin capturé à Aiguesmortes le 25 avril : il présentait un corps jaune dans l'ovaire gauche; sa vésicule blastodermique était dans un état de développement semblable ou intermédiaire à celles des figures 86-87 et 92-94. L'étude des connexions de l'ectoderme avec la muqueuse utérine dans l'hémisphère supérieur de l'œuf nous montre les mêmes dispositions que précédemment (fig. 88) quant à l'ectoderme lui-même; mais les transformations des capillaires sont évidemment ici plus accentuées, et nous permettent de reconnaître de plus qu'elles sont d'un degré différent selon qu'on distingue certaines régions, à savoir d'une part les premiers capillaires qui sont en contact avec l'ectoderme fœtal, c'est-à-dire les capillaires les plus superficiels, et d'autre part les capillaires sous-jacents, plus profonds, plus éloignés de l'ectoderme. Dans les premiers l'hypertrophie des cellules endothéliales est à peine sensible; elle est demeurée ce qu'elle était tout au début, c'est-à-dire sur la figure 83 (ici déjà on peut remarquer une très légère différence entre les vaisseaux superficiels et les profonds; même remarque pour la fig. 88). Dans les seconds au contraire l'hypertrophie est de plus en plus accentuée. Une couche presque uniforme de protoplasma constitue leur paroi; les noyaux qui y sont semés sont plus volumineux, plus épais, arrondis et non allongés sur la coupe. Par places déjà (au point *a*) ces noyaux sont sur deux rangs. Toutes ces particularités paraissent des détails bien minutieux; leur importance est cependant de premier ordre. Nous sommes ici en présence de dispositions qui vont devenir de plus en plus accentuées avec les progrès du développement, et la dis-

tinction de capillaires à parois simples (endothélium à peu près normal) et de capillaires à épaisses parois protoplasmiques, multinucléées, sera un fait capital dans la suite de nos études, non seulement pour comprendre l'évolution de l'angioplasmode placentaire, mais encore pour interpréter et critiquer les quelques rares travaux qui ont été publiés sur le placenta des chéiroptères.

Cette figure 89 clôt l'étude des rapports de l'ectoderme et du terrain maternel à la fin de la période examinée dans le présent chapitre. Nous donnons cependant encore quelques figures sur ce sujet; elles ne sont pas destinées à l'examen de pièces plus avancées que celle que nous venons de voir, mais à compléter l'étude du présent stade en montrant quelques types de variations individuelles, ou de variations locales sur une même pièce. Telles sont les figures 90, 91 et 96.

La figure 90 est de la même pièce dont la région amniotique a été étudiée avec les figures 92-94 (pièce *k*). Les capillaires maternels y présentent les mêmes particularités que sur la figure 89; mais l'ectoderme fœtal est remarquable par une large poussée, formée d'une masse déjà très nettement plasmodiale, qui s'insinue entre les capillaires à paroi simple et arrive presque aux capillaires à épaisses parois protoplasmiques.

La figure 91 est de la pièce qui a donné la figure 95 (pièce *l*), c'est-à-dire le stade le plus avancé que nous ayons étudié jusqu'à présent quant au développement de l'amnios et du feuillet moyen. Or cette figure 91 montre que par places la pénétration de l'ectoderme dans le terrain maternel peut être encore peu accentuée, malgré l'état avancé de l'ensemble de l'œuf, et que notamment l'épaisseur de l'ectoderme peut n'avoir que très faiblement augmenté, puisque cette figure 91 est à peu près semblable à la figure 83, et présente même un ectoderme à stratifications moins multiples; mais cependant les capillaires maternels présentent des transformations plus accentuées (voir du reste la partie supérieure de la figure 97, qui est de la même pièce que la figure 91).

Enfin la figure 96, précédemment étudiée à propos des plis amniotiques (pièce *l*), nous montre que, au niveau de ces plis (en *a*), les rapports de l'ectoderme et de la muqueuse utérine sont demeurés dans leurs dispositions les plus primitives, c'est-à-dire qu'il y a simple adhérence intime entre la face externe de l'ectoderme et la surface de la muqueuse utérine dépourvue de son épithélium. Elle nous

montre aussi que, là où l'ectoderme est absent, c'est-à-dire au-dessus de la fosse amniotique (en *c*), il n'y a cependant aucune trace d'épithélium utérin.

En résumé, la fixation de l'œuf sur le terrain maternel s'accomplit selon un processus très semblable à ce que nous avons vu dans nos études antérieures sur les rongeurs et sur les carnassiers : l'ectoderme s'applique étroitement à la surface de la muqueuse utérine, dont l'épithélium disparaît ; puis l'ectoderme commence à pénétrer par petites poussées, dans le tissu de cette muqueuse, pour envelopper ses capillaires, dont l'endothélium est remarquablement modifié. De ces divers processus, deux sont à noter spécialement. C'est d'abord la modification des capillaires ; or ce que nous venons de voir à cet égard n'est que le commencement de transformations qui vont devenir bien plus considérables dans les stades suivants, et acquérir, pour le placenta de Murin, une importance et une signication que nous n'avons encore rencontrées dans aucun placenta. Nous reprendrons donc plus loin l'étude de ces formations vasculaires endothéliales. C'est ensuite la disparition de l'épithélium utérin ; sur ce fait nous devons présenter ici quelques considérations historiques, afin de n'avoir plus à y revenir.

Nous savons que la disparition de l'épithélium utérin est un fait général chez les rongeurs et les carnassiers, dans la région où se développe le placenta. Nous verrons ultérieurement qu'il en est de même chez la taupe et chez les insectivores en général. Cependant quelques auteurs, à la tête desquels il faut citer Strahl, persévèrent à faire jouer un rôle à l'épithélium utérin dans la constitution du placenta. Le Murin est certainement un des animaux chez lesquels on peut suivre avec le plus de netteté les phases successives de l'atrophie, puis de la disparition complète de cet épithélium. Aussi ces faits avaient-ils été indiqués déjà par divers auteurs.

Ercolani [1] n'en fait qu'une courte mais explicite mention, disant (*op. cit.*, p. 812) « que la région où va se former le placenta n'est tout d'abord caractérisée que par la chute et la disparition de l'épithélium qui revêt la muqueuse à l'état de vacuité » ; et, dans la figure 1 de sa planche XI (figure qui se rapporte à un stade semblable à celui de notre figure 71), il représente l'ectoderme étroitement appliqué sur les éléments conjonctivo-vasculaires de la

1. Ercolani, *Nuove ricerche sulla Placenta*, etc., 1880.

muqueuse, sans interposition d'épithélium, ou peut-être avec indication (il n'en parle pas dans sa description, p. 813) de quelques noyaux épithéliaux aplatis et méconnaissables (comme sur nos figures 33 et 34, et dans la région *b* de notre figure 97).

R. Frommel (*op. cit.*, 1888, p. 8), décrivant ce qu'il appelle le stade IV (qui correspond aux dernières pièces que nous venons d'étudier, fig. 87 à 97), insiste sur « l'adhérence intime de l'ectoderme sur la muqueuse utérine, où seulement quelques noyaux aplatis représentent encore l'épithélium utérin. L'ectoderme est formé, dans la région d'adhérence, par une couche de belles cellules cylindriques; mais par places cette couche forme des bourgeons dirigés vers la muqueuse, de sorte que l'ectoderme est en ces points composé de deux, trois et même quatre couches. En dehors de cet ectoderme est une couche de capillaires maternels dont les cellules endothéliales sont très visibles. »

Mais c'est incontestablement à van Beneden que nous devons la description la plus précise et la plus complète de l'atrophie de l'épithélium utérin et des processus qui y sont liés. En reproduisant ici à ce sujet divers passages de son mémoire [1], nous en donnerons aussi quelques-uns relatifs aux dispositions de la cavité utérine au moment où elle reçoit l'œuf, pour montrer que les descriptions de cet auteur concordent parfaitement avec nos figures. Ainsi van Beneden décrit avec soin la disposition des glandes, et ce que nous avons appelé *coussin villeux*, vers lequel convergent, dit-il, toutes les glandes, qui, au début, débouchaient sur les faces latérales. Avant l'arrivée de l'œuf dans l'utérus, « la cavité utérine, dit van Beneden, est délimitée par un épithélium cylindrique qui se prolonge dans les glandes où l'épithélium affecte également un caractère cylindrique nettement accusé ». — Quand l'œuf est dans l'utérus à l'état de blastocyste, « il est toujours placé de telle manière que le blastodisque, ou, si l'on veut, le pôle embryonnaire de la vésicule, regarde le fond de l'utérus (ce que nous appelons la paroi supérieure). A ce stade de développement l'épithélium utérin s'amincit au milieu du fond [2]; de cylindrique qu'il était, il devient cuboïde, puis pavimenteux, et si on le suit du plan médian vers les faces latérales, on le voit s'épaissir graduellement jusqu'à

1. Edouard van Beneden, *De la fixation du blastocyste à la muqueuse utérine chez le Murin* (Bullet. de l'Acad. roy. de Belgique, 3e série, t. XV, no 1, 1888).
2. Comparer avec nos figures 26, 27, 28, 31.

l'embouchure des glandes qui s'ouvrent à la limite entre le fond agrandi et les faces latérales de la cavité utérine... L'œuf présente un hémisphère embryonnaire ou supérieur, qui correspond exclusivement au fond considérablement étendu de la cavité utérine, et un hémisphère inférieur, sur lequel se moule le groupe des papilles interglandulaires serrées les unes contre les autres. Les glandes s'ouvrent entre ces papilles; il en résulte que celles-ci se trouvent exclusivement en rapport avec l'hémisphère inférieur du blastocyste. Aucune glande ne débouche à la surface de cette partie de la paroi interne de l'utérus, contre laquelle s'applique l'hémisphère embryonnaire du blastocyste. »

« Un fait bien intéressant et dont la réalité est établie de la façon la plus certaine par la série de préparations que je possède, continue van Beneden, c'est l'amincissement progressif, la dégénérescence ultérieure, et enfin la disparition complète de l'épithélium utérin, dans toute l'étendue de la voûte agrandie de l'utérus, non seulement au contact de l'épiblaste épaissi de l'anneau placentaire [1], mais également à la voûte de l'espace interposé entre l'embryon et la paroi utérine [2]. L'épithélium, cylindrique d'abord, s'amincit et devient pavimenteux. Les cellules plates forment d'abord une couche continue adjacente à l'épiblaste embryonnaire; mais bientôt cet épithélium devient discontinu et ses cellules, disséminées à la surface du derme déjà modifié de la muqueuse, disparaissent. La discontinuité résulte : 1° de ce que les cellules de l'épithélium ne se multiplient pas, les limites imposées à leur aplatissement les rendant incapables de suivre l'extension de plus en plus considérable du fond de l'utérus; 2° de ce qu'elles subissent une véritable mortification. Elles se réduisent à des lamelles d'une extrême ténuité; leurs noyaux perdent leur structure réticulée; ils se transforment en de petites lamelles chromatiques homogènes en apparence; puis ces lamelles montrent de moins en moins d'affinité pour les matières colorantes. Les résidus des cellules et des noyaux finissent par être totalement

1. Van Beneden appelle *anneau placentaire* la région qui entoure la plaque embryonnaire, c'est-à-dire ce qui, sur la série de nos figures, est immédiatement en dehors de la masse amniotique pleine, puis de la fosse amniotique; c'est en effet dans cette région qu'apparaissent les premières transformations aboutissant à la production placentaire, et ce sont des portions de cette région qui ont été représentées dans nos figures 59, 78, 83, 88, 89, 90, 91 et 97.

2. C'est-à-dire, conformément à nos descriptions, entre la fosse amniotique et la paroi utérine.

résorbés. Cette disparition de l'épithélium est très précoce. Alors que l'embryon est encore nettement didermique dans toute son étendue, préalablement à la formation de la ligne primitive et du mésoblaste, le derme de la muqueuse est déjà dénudé partout où cette membrane adhère à l'hémisphère supérieur du blastocyste : le tissu conjonctif déjà modifié de la muqueuse utérine constitue immédiatement la voûte de la cavité interposée entre la tache embryonnaire et la paroi maternelle; ce même tissu dermatique vascularisé qui, à lui seul, va donner naissance à la portion maternelle du placenta, se trouve en contact immédiat avec l'épiblaste embryonnaire dans toute l'étendue de l'anneau placentaire. L'union entre cette partie du blastocyste et la paroi utérine est si intime, qu'il n'est plus possible de les séparer; bien plus, il est difficile de distinguer, sur les coupes, la limite entre ce qui est de provenance maternelle et les tissus d'origine embryonnaire » (*op. cit.*, p. 9).

« L'hémisphère inférieur du blastocyste présente de tout autres caractères... Il se moule exactement sur la saillie formée par l'ensemble des papilles qui ont partiellement envahi la cavité utérine. Entre ces papilles règnent des fentes dans lesquelles viennent déboucher les glandes qui, avant la gestation, s'ouvraient sur les faces latérales et suivant le plancher de l'utérus. — L'épiblaste qui, dans tout l'hémisphère supérieur, est limité par une surface lisse et unie, adjacente à la muqueuse du fond non glandulaire de l'utérus, est au contraire très irrégulier dans les limites de l'hémisphère inférieur du blastocyste. Très épais en certains points, il est au contraire aminci en d'autres. Les parties épaissies constituent des crêtes et des saillies exclusivement épiblastiques. L'hypoblaste de l'embryon, quoique entourant déjà de toutes parts la cavité blastodermique [1], n'intervient en rien dans la formation de ces sortes de papilles. Ces crêtes épiblastiques s'engagent dans les fentes interposées entre les papilles utérines et les bouchent complètement. Cependant l'union entre le blastocyste et les parois maternelles est beaucoup moins intime suivant l'hémisphère inférieur que suivant l'anneau placentaire du blastocyste. Les réactifs employés pour durcir l'utérus avec l'embryon qu'il renferme ont souvent pour effet d'amener un décollement de l'hémisphère infé-

1. Comme nous l'avons indiqué précédemment, on voit que Beneden a abandonné son opinion première, d'après laquelle le blastocyste demeurerait, au moins jusqu'à une période très avancée, monodermique (sans hypoblaste dans la partie centrale de son hémisphère inférieur).

rieur, tandis que jamais aucun de ces réactifs ne rompt la soudure intime qui existe déjà, aux mêmes stades, entre l'anneau placentaire et le derme modifié de la muqueuse utérine.

« Cette circonstance permet de constater un fait des plus intéressants. L'épithélium utérin dégénère à la surface des papilles interglandulaires, aussi bien que suivant le fond de l'utérus, quoique le processus soit un peu différent dans les deux cas. A la surface des papilles interglandulaires, les cellules ne deviennent jamais plates [1]. Leurs noyaux deviennent homogènes et très chromophiles, en même temps que leurs corps cellulaires se réduisent au point de ne former bientôt plus que de minces couches brillantes autour des noyaux dégénérés. Les cellules épithéliales cylindriques subissent une à une ces transformations; les éléments dégénérés, repoussés par ceux qui ont encore conservé leurs caractères primitifs, s'accumulent dans les fentes interposées entre les papilles et aussi à la surface de ces dernières. Ils arrivent ainsi en contact avec les cellules épiblastiques de l'hémisphère inférieur. Après décollement par l'action des réactifs de l'hémisphère inférieur du blastocyste, on peut constater qu'une foule de cellules maternelles dégénérées, faciles à reconnaître à leurs noyaux homogènes, vivement colorés, se trouvent engagées dans le protoplasme des cellules épiblastiques; on en rencontre en abondance dans toute l'épaisseur de l'épiblaste. Elles occupent des vacuoles arrondies, creusées dans le protoplasma, rappelant singulièrement les vacuoles alimentaires des protozoaires.

« Qu'ils aient ou non été avalés par les cellules épiblastiques de l'embryon, ces éléments finissent par être résorbés; leur noyau, très chromophile au début, perd son affinité pour les matières colorantes; sa réfringence diminue; puis, s'il s'agit d'un élément avalé, il semble se confondre avec le protoplasma des cellules épiblastiques. Ce processus dégénératif, qui commence à la surface des papilles interglandulaires, s'étend progressivement aux glandes elles-mêmes, dont les parties profondes seules échappent à la destruction. En même temps que leur épithélium dégénéré, la lumière des glandes disparaît dans une partie de leur longueur. » (*Op. cit.*, p. 11.)

Nous avons tenu à reproduire en entier cet extrait du mémoire de Van Beneden parce qu'il représente ce qui, jusqu'à présent, a

1. On peut suivre en partie cette description sur nos figures 80 et 96.

été dit de plus précis et de plus complet sur le sort de l'épithélium utérin, non seulement chez le Murin, mais encore chez les rongeurs et les carnassiers. On remarquera en effet que les descriptions de cet auteur, dès 1888, pour les chéiroptères, répondent exactement à ce que nous avons étudié avec tant de soins, depuis cette date, pour le lapin, le cochon d'Inde, la chienne, la chatte; ces cellules dégénérées et absorbées par l'épiblaste représentent ce que, pour ces divers mammifères, on a appelé le *lait utérin*. Nous n'y avons fait que peu d'allusion au cours du présent mémoire, en exposant nos propres résultats, parce que nous nous réservions de reproduire à cet égard, comme il vient d'être fait, les descriptions magistrales de Van Beneden.

Comme résumant avec une parfaite netteté les impressions données par les préparations aux stades que nous venons d'étudier, nous ne pouvons nous empêcher de reproduire encore le court passage suivant de Van Beneden, dans un second mémoire sur le même sujet [1] : « Dans les limites de l'anneau placentaire, comme dans l'hémisphère papillifère du blastocyste, l'épiblaste embryonnaire, en s'appliquant sur le derme dénudé de la muqueuse utérine, et en s'unissant intimement à lui, se substitue en quelque sorte à l'épithélium utérin; si l'on ne connaissait les stades de l'évolution du blastocyste qui précèdent le moment de la fixation, on aurait peine à déterminer la signification de la couche épithéliale interposée entre le derme de la muqueuse utérine et l'hypoblaste vitellin de l'embryon. »

A propos de l'épithélium utérin, nous pouvons dès maintenant poser cette loi générale que, à part les ruminants, les pachydermes et les équidés, il disparaît chez tous les animaux que nous avons étudiés jusqu'ici (rongeurs, carnassiers, chéiroptères et insectivores). Il en est de même chez les singes. A cet égard nous lisons dans Selenka (*Studien uber Entwickelungsgeschichte*, Heft V, 1892) des affirmations contraires à notre manière de voir; mais l'examen de ses figures nous donne la conviction que ce qu'il considère comme épithélium utérin, prenant part à la constitution du placenta, est une couche plasmodiale dérivée de l'ectoderme fœtal (voir notamment la fig. 6 de sa planche XXXVII). Nous nous trouvons donc, pour cette question, relativement aux singes et à propos

1. Ed. van Beneden, *De la formation et de la constitution du placenta chez le Murin* (Bullet. de l'Acad. roy. de Belgique, 3e série, t. XV, n° 2, 1888).

des travaux de Selenka, dans la même situation où nous nous sommes trouvé, pour le plasmode placentaire, relativement aux chéiroptères, à propos des travaux de Frommel : à la simple inspection des planches de Frommel nous avons pu annoncer que, chez le Murin, il se produisait une formation plasmodiale ectoplacentaire, analogue à celle des rongeurs, et aussitôt cette interprétation, si différente de celle donnée par Frommel lui-même, avait été confirmée (Van Beneden). De même nous ne doutons pas que toute nouvelle étude sur le placenta des singes amène une confirmation de notre opinion, à l'inverse de celle de Selenka, et nous en voyons déjà un premier indice dans ce fait que déjà un élève de Selenka, étudiant le placenta d'un chéiroptère des Indes, en présence de dispositions très analogues à celles des singes, reconnaît la disparition de l'épithélium utérin dans la région où se forme le placenta [1].

1. Rudolph Göhre. *Dottersack und Placenta des Kalong* (Pteropus edulis), in *Studien üb. Entwickelungsgeschichte der Tiere von L. Selenka,* Heft V, 1892, p. 218.

CHAPITRE IV

LA MASSE AMNIOTIQUE DU MURIN ET LES FORMATIONS ANALOGUES CHEZ DIVERS MAMMIFÈRES. — LA COUCHE DE RAUBER ET L'ECTODERME FORMATIF DU LAPIN. — LA MÉTAGASTRULA DE VAN BENEDEN.

1° *La masse amniotique et les feuillets blastodermiques chez les Chéiroptères.*

Nous consacrerons le présent chapitre à examiner la signification des processus que nous venons d'étudier dans l'hémisphère supérieur ou embryonnaire de la vésicule blastodermique depuis la fin de la segmentation. Ces processus précédemment décrits par fragments et représentés à des grossissements divers, ne peuvent être mieux résumés que par la figure schématique XIII où tous les dessins précédemment employés ont été ramenés à un même grossissement.

Le schéma A (qui répond à la fig. 33, pl. I) nous servira de point de départ. Il représente la vésicule blastodermique constituée par un feuillet cellulaire ectodermique doublé, à la face interne de son hémisphère supérieur, par une masse endodermique. Sur le schéma B (d'après la fig. 36, pl. II), cette masse endodermique s'est étalée en un feuillet d'endoderme encore incomplet, c'est-à-dire ne doublant pas encore tout l'hémisphère inférieur. Alors commence, dans le schéma C (fig. 39), l'épaississement ectodermique qui forme la masse amniotique pleine; cette masse se creuse en son centre, dans le schéma D (fig. 41-45), puis dans le schéma E (fig. 48-52) se disloque, de telle sorte qu'elle se divise en un fond ou plancher régulier, symétrique, représentant l'ectoderme formateur de l'embryon et de l'amnios, et un couvercle formé de débris irréguliers qui sont résorbés et disparaissent; c'est ce que représente le schéma F (fig. 77). Enfin, après disparition de ces débris, on voit

l'ectoderme formateur dessiner dans sa partie médiane les premiers rudiments de l'embryon, et sur ses parties latérales les replis amniotiques (schéma G, répondant aux figures 92-95).

Au cours des descriptions ici résumées, plusieurs questions se sont présentées : celle de la ligne primitive et de l'apparition du mésoderme; celle de la gastrulation (à cet égard la fig. XIII fait suite à la fig. X); et enfin celle de la masse amniotique et de son évolution singulière. C'est cette dernière question que nous voulons seule examiner ici; il est vrai qu'elle nous ramènera à chaque ins-

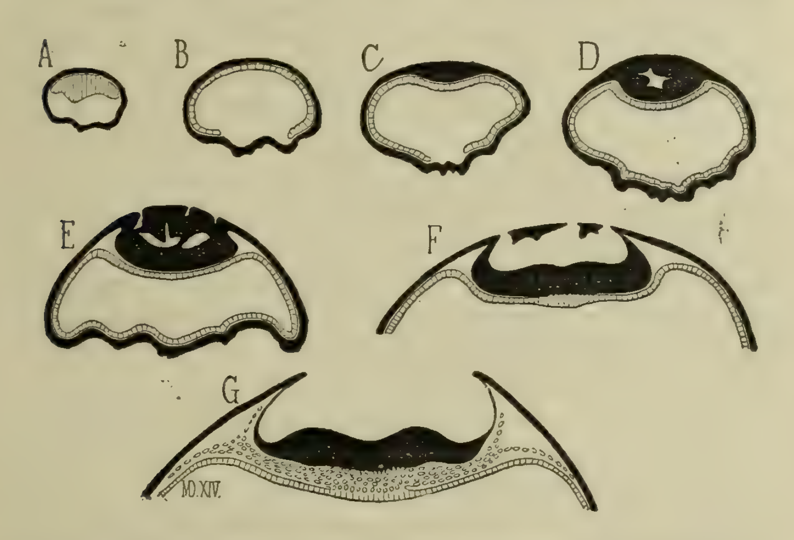


Fig. XIII. — Schémas du développement du Murin depuis la fin de la segmentation (fig. 33, pl. I) jusqu'à la production des plis amniotiques (fig. 92-95, pl. III). Toutes ces figures ont été ici ramenées au même grossissement.

tant à celle de la gastrulation; mais nous ne pourrons discuter complètement celle-ci que lorsque nous aurons ultérieurement étudié le mode de formation de la corde dorsale.

Avant de rechercher la signification et les homologies de cette masse amniotique pleine, nous devons nous demander si nos interprétations, ci-dessus résumées, sont bien exactes, c'est-à-dire s'il existe bien, après le schéma A, un stade didermique, sans aucun épaississement local d'aucun feuillet, et si l'épaississement qui apparaît ensuite (schéma C) siège bien réellement et uniquement dans l'ectoderme. Nous trouvons la confirmation de ces faits en étudiant avec soin les descriptions que quelques auteurs ont

données de pièces appartenant à ces stades, mais malheureusement avec de nombreuses lacunes.

Van Beneden, après avoir décrit dans son mémoire de 1880 (*Observations sur la maturation*, etc., Archiv. de Biol., I, fasc. 3) l'état correspondant à peu près à notre schéma A (et encore s'agit-il dans ce cas non du Murin mais du Fer-à-cheval), paraît n'avoir observé, des stades représentés dans notre figure XIII, que la forme correspondant à l'état didermique (schéma B), puis la forme qui résulte de la dislocation de la masse amniotique avec conservation de son plancher. En effet : 1° Dans un premier mémoire [1], il signale, en passant, « l'époque très reculée où l'embryon est encore didermique dans toute son étendue, préalablement à la formation de la ligne primitive et de toute trace de villosités placentaires » (*op. cit.*, p. 13); voilà pour notre schéma B. — 2° Pour le plancher de la masse ectodermique, après dislocation et résorption du couvercle, il nous semble évident qu'on doit le reconnaître dans les descriptions suivantes [2]. « Déjà au stade didermique la tache embryonnaire apparaît, tant dans les coupes transversales que dans les longitudinales, comme une bandelette séparant l'une de l'autre deux cavités fort inégales. La bandelette, plus épaisse en son milieu, amincie suivant ses bords, se continue avec la portion placentaire du blastocyste; elle est formée, comme l'anneau placentaire, de deux couches adjacentes : l'externe est un épithélium cylindrique fort épais; l'interne est une assise unique de cellules plates dans la partie postérieure, cuboïdes dans la partie antérieure de l'embryon [3]. La couche externe se continue, sur le pourtour de l'aire embryonnaire, avec l'épiblaste épaissi de l'anneau placentaire, la couche interne avec l'hypoblaste vitellin... Des deux cavités séparées par la bandelette embryonnaire, l'une plus étendue est la cavité blastodermique, l'autre moins considérable, la cavité amniotique future [4]. » Cette bandelette, épaisse en son milieu, amincie suivant ses bords, etc., est bien évidemment ce que nous avons décrit comme fond ou plancher, régulier, symétrique, persistant après dislocation de la masse amniotique et résorption des débris du couvercle. Seulement les stades de la masse amniotique et de

1. *De la fixation du blastocyste chez le Murin* Acad. roy. de Belgique, 1888, n° 1).
2. *De la formation et de la constitution du placenta chez le Murin* (Acad. roy. de Belgique. 1888, n° 2).
3. Voir notre figure 82, pl. III.
4. Voir par exemple notre figure 80, pl. III.

ses débris ont échappé à Van Beneden [1], qui, si nous rapportons les choses à notre fig. XIII, saute de l'état du schéma B à quelque chose d'analogue au schéma F (moins les débris du couvercle). Et en effet ceci est confirmé par la suite de la description, correspondant à nos schémas F et G. « Le processus (*op. cit.*, p. 6 du tirage à part) qui donne naissance à l'amnios est des plus intéressants. L'épiblaste placentaire forme, sur tout le pourtour de l'aire embryonnaire, partout où il se continue avec l'épiblaste de l'embryon, une sorte d'encoche, dont le sommet dépasse la surface de l'aire embryonnaire. Elle est appliquée contre la face interne de la muqueuse. Elle croît peu à peu vers la voûte de la cavité amniotique. Bientôt l'encoche épiblastique se transforme en un repli, dans lequel s'insinue le mésoderme... »

Les lacunes que présentent les observations de Van Beneden se retrouvent exactement dans celles de Frommel [2]; mais les descriptions de cet auteur vont nous présenter divers faits intéressants, dont l'un nous paraît propre à combler une de nos lacunes, dont l'autre donne lieu à une étude critique qui n'est pas sans intérêt.

Frommel s'est surtout occupé de la formation du placenta; il n'a pas insisté sur le développement de la vésicule blastodermique, et, dans les quelques observations qu'il donne sur ces premiers stades, on voit qu'il est incertain sur l'orientation de l'œuf, sur la distinction de l'hémisphère embryonnaire.

Il décrit d'abord un stade de blastula (la fig. 2 de sa planche I) : « L'œuf, dit-il, est au stade de blastula, c'est-à-dire que sa surface est constituée par une couche de cellules sur une seule rangée, cir-

1. Il est très remarquable de voir que W. Hubrecht avait pour ainsi dire prévu, d'après ses études sur le Hérisson, la véritable signification, le mode de formation de ces parties chez le Murin. En effet, dès 1889, cet auteur disait (A. W. Hubrecht, *The placentation of Erinaceus Europæus*, Quarterly journ. of miroscop. science, 1889, vol. XXX, part. 3, p. 355) : « En comparant la description première donnée par Van Beneden avec les rectifications qu'il a publiées ensuite, nous trouvons que la production d'un pli épiblastique, sur toute la région devant donner naissance au placenta, serait un phénomène contemporain de la formation du blastocyste. Cela implique que la cavité située au-dessus de l'aire germinative et qui deviendra la cavité de l'amnios ne serait pas primitivement recouverte « par la muqueuse dénudée », comme dit Van Beneden, mais bien par une autre lame toute primitive du trophoblaste. Je n'ai pas étudié cette formation chez le Vespertilio murinus et je ne puis affirmer cette conclusion simplement déduite des descriptions de Van Beneden. *Mais si j'avais raison, le processus ici indiqué correspondrait à celui qui a été décrit par Heape sur la taupe, par Keibel et moi sur le hérisson, et par Selenka pour l'Arvicola arvalis.* » Nous verrons plus loin combien nous paraissent exactes ces homologies.

2. Richard Frommel, *Ueber die Entwickelung der Placenta von Myotus murinus*, Wiesbaden, 1888.

conscrivant une cavité, dont la moitié environ est occupée par l'endoblaste, sous forme d'une masse de cellules lâchement juxtaposées et munies de gros noyaux sphériques ». Ceci correspond à notre schéma A.

Frommel passe alors à la description de ce qu'il appelle une blastula didermique, et nous fait ainsi connaître un œuf dont l'état est intermédiaire à nos schémas A et B, c'est-à-dire qu'il aurait assisté, mais sans s'en douter, à l'étalement de la masse endodermique, et aurait surpris un stade où cet étalement n'est pas achevé, en ce sens que la masse endodermique, mince et d'une seule couche de cellules sur la plus grande partie de son étendue, était encore épaisse et formée de plusieurs couches en son centre. Ce serait quelque chose d'analogue, mais de plus accentué, de plus net que ce que nous avons représenté dans notre figure 36, planche II. Seulement il hésite sur l'interprétation de cette région de la vésicule blastodermique, il est tenté d'y voir déjà l'apparition du mésoderme. Cette vésicule blastodermique, dit-il (p. 5), est à l'état didermique avec endoderme et commencement de mésoderme. Mais plus loin (p. 6) il ajoute que, quant à ce prétendu mésoderme, les coupes ne sont pas assez heureusement réussies pour qu'il soit possible d'être bien affirmatif à cet égard. Or les dimensions de la vésicule en question (fig. 3 de sa pl. II) montrent qu'on est en présence d'un œuf beaucoup trop petit pour qu'il puisse être déjà question de l'apparition du mésoderme.

Frommel décrit et figure encore une vésicule à l'état didermique (fig. 6 de sa pl. II); mais ici il tombe dans une complète erreur d'interprétation : « La région embryonnaire de l'œuf, dit-il (p. 7), paraît être au stade de la ligne primitive, avec indication d'une plaque médullaire encore très aplatie; mais cette coupe, au moins en ce qui concerne l'embryon, n'est pas faite selon une direction favorable à l'étude : l'embryon est en dehors de la zone d'adhérence de l'œuf, mais pas précisément au pôle opposé à cette zone. Si l'on nomme dorsal le côté de l'œuf où est l'embryon, la région d'adhérence se trouve être non pas précisément ventrale, mais ventrale et latérale à la fois. » Or l'étude de sa figure montre avec une parfaite évidence que ce qu'il a pris pour une plaque médullaire est le pôle inférieur de l'œuf, la région dite papillifère par Van Beneden. Et en effet il représente l'épithélium utérin encore conservé dans cette région, et absent dans l'hémisphère opposé. Enfin ce qu'il

indique comme une adhérence, une fusion de l'endoderme avec l'ectoderme, correspond à l'extension non encore complète de l'endoderme, c'est-à-dire à une petite partie centrale de l'hémisphère inférieur (non embryonnaire) où la vésicule est encore monodermique, formée d'ectoderme seul, sans endoderme. En un mot sa figure 6 correspond à notre schéma B, mais qui aurait été renversé dans l'interprétation, l'hémisphère inférieur, papillifère, ayant été pris pour l'hémisphère supérieur, embryonnaire.

Puis les stades suivants de Frommel arrivent tout de suite à la formation des plis amniotiques (nos schémas F et G), la production de la masse amniotique lui ayant entièrement échappé.

En résumé l'analyse des observations de Van Beneden et une critique serrée de celles de Frommel viennent confirmer les premiers (A et B) et les derniers (F, G) schémas par lesquels nous avons résumé les faits relatifs à cette période du développement. Mais nulle part encore nous ne voyons décrire rien qui rappelle, même partiellement, la formation et la singulière évolution de la masse amniotique.

Heureusement nous allons trouver une éclatante confirmation de ces faits dans un mémoire de Selenka. Nous verrons que chez un chéiroptère exotique cet auteur a observé la production de l'amnios par une masse pleine, qui se creuse; il a été amené à identifier ce processus avec celui qui accompagne le phénomène de l'*inversion* des feuillets chez les rongeurs. Nous ne rapporterons donc les descriptions de Selenka qu'après avoir été amené nous-même à émettre l'hypothèse que le développement de l'amnios chez le Murin est très analogue à ce qu'on observe chez les rongeurs, et c'est ce qui va résulter de la comparaison de la masse amniotique du Murin avec diverses formations massives, mais appelées à se creuser, qu'on connaît chez divers vertébrés.

2° *Coup d'œil sur les processus des formations massives.*

Il est de nombreux organes qui, se produisant d'ordinaire par invagination, c'est-à-dire par saillie puis soudure des bords d'une dépression, présentent exceptionnellement un mode de développement massif, c'est-à-dire sont d'abord représentés par un épaississement cellulaire, qui se creuse consécutivement d'une cavité. Tel est notamment, et pour citer un des premiers exemples connus de ce mode de formation, le développement du tube encéphalo-

médullaire des poissons osseux. D'après ce qui était connu pour le poulet et pour les batraciens, les premiers auteurs (Baer, Lereboullet) qui étudièrent le mode de formation du système nerveux central chez les poissons osseux, crurent qu'ici aussi l'axe cérébro-spinal prenait naissance par une gouttière qui se fermait sur la face dorsale de l'embryon de manière à constituer un tube. C'est Kupffer qui le premier, en 1868, indiqua que le système nerveux central des téléostéens est d'abord une formation pleine et solide de l'ectoderme, un cordon massif qui se creuse consécutivement d'un canal central. Cette description rencontra des incrédules, ou, pour mieux dire, on tenta d'interpréter le fait en montrant qu'il ne différait qu'en apparence de ce qui se passe chez les autres vertébrés; la seule différence, ainsi que le voulait Calberla, consisterait en ce que la gouttière, large et évasée dans le type classique, serait masquée chez les poissons par le contact intime de ses parois opposées, mais reprendrait ensuite la forme typique par le simple écartement de ces parois. Il ne s'agirait donc pas d'une masse pleine qui se creuse, mais d'un pli limitant d'abord une fente très étroite, qui s'élargirait simplement ensuite.

Les travaux de Gœthe, de Hoffmann et plus récemment ceux de Henneguy [1] ont mis hors de doute les faits et les interprétations de Kupffer : le système nerveux central des téléostéens est bien représenté primitivement par un cordon plein et compact, sans aucune fente préexistante. Cette masse compacte se creuse ultérieurement par destruction des cellules qui en occupent le centre d'après les uns (Hoffmann), par écartement et divergence de ces cellules d'après les autres (Henneguy). De ses récentes recherches sur ce sujet W. Roudnew [2] conclut que le canal central se forme par suite de la fusion des petites cavités intercellulaires qui apparaissent entre les cellules en voie de division au milieu du cordon nerveux. Il fait remarquer que les petits ponts intercellulaires, qu'on observe souvent comme un reste de l'écartement incomplet dans différentes directions des cellules qui se sont divisées, ne peuvent laisser aucun doute que le canal chez les téléostéens ne se développe pas d'après le type de la plupart des vertébrés. Nous pouvons donc dire qu'il y

1. Henneguy, *Recherches sur le développement des poissons osseux* (Journ. de l'anat. et de la physiol., 1888).
2. W. Roudnew, *De la formation du canal dans le système nerveux central des téléostéens* (Bibliogr. anatom. de A. Nicolas, 1895, n° 1, p. 43).

a là, par suite de la multiplication des cellules, une dislocation régulière, aboutissant à la formation d'un canal à parois régulières, dislocation comparable à celle que nous avons vue dans la masse amniotique du Murin, si ce n'est qu'ici la dislocation est moins régulière et aboutit à la formation d'une cavité dont le plancher seul est symétriquement conformé, tandis que son toit ou couvercle est de fragments et débris disposés sans ordre.

Mais ce n'est pas seulement le système nerveux qui, chez les poissons osseux, procède par développement massif; Henneguy a montré qu'il en est de même pour la vésicule optique, la vésicule auditive, la partie moyenne de l'intestin, les protovertèbres, la tige sous-notochordale, etc.

Ces exemples empruntés aux poissons nous suffiront pour montrer la signification générale des développements massifs, et il ne sera pas nécessaire de rappeler des exemples tels que la formation de la cavité pleuro-péritonéale comparativement chez l'amphioxus (invagination endodermique) et chez les vertébrés supérieurs (clivage d'une masse mésodermique dérivée de l'endoderme). Nous dirons seulement que le développement massif s'observe aussi chez les invertébrés, et à propos des études de Giard[1] nous rapporterons seulement la loi suivante que cet auteur a formulée sur ce sujet : « Lorsque, dit-il, dans le développement d'animaux voisins, un organe prend naissance, tantôt par invagination ou reploiement d'un feuillet cellulaire (processus Wolfien), tantôt par formation d'une masse cellulaire pleine qui, plus tard, peut se cliver ou se creuser d'une cavité, ce dernier mode de formation doit être considéré comme une condensation du premier. » Cette loi est très séduisante; mais ne peut-il pas se faire qu'on trouve aussi des animaux chez lesquels le processus de formation massive fasse graduellement retour vers le processus d'invagination? C'est ce qui nous paraît exister chez le Murin; après dislocation et creusement de la masse amniotique, le développement de l'amnios reprend le type classique par formation de plis amniotiques qui marchent à la rencontre l'un de l'autre pour se souder.

Mais quittons ces exemples généraux de formations massives pour passer à des exemples qui rentrent dans notre sujet même, c'est-à-dire qui se rapportent à l'amnios. A cet égard il nous suffira de rap-

1. Giard, *Sur la parenté des Annélides et des Mollusques* (Compt. rend. Acad. des Sciences, 1890, t. CX, p. 90-93).

peler les innombrables figures que nous avons données de la formation de l'amnios, par une masse pleine qui se clive, en étudiant l'inversion des feuillets chez les rongeurs. Chez le Campagnol (*Placenta des Rongeurs*, fig. L à LIII), aussi bien que chez le Rat, la Souris (*ibid.*, fig. LIV et LV) et chez le Cochon d'Inde (fig. LVI à LVIII), nous avons retrouvé ce même processus. Ce n'est pas tout ; dans ce mémoire, nous avons rapporté les observations de Hubrecht sur le Hérisson (*Placenta des Rongeurs*, fig. LXXI-LXXII) et montré que là aussi l'amnios est primitivement représenté par une masse pleine. Si le lecteur veut bien se reporter aux figures citées (*op. cit.*, p. 276), il verra même que le processus se passe chez le Hérisson d'une manière presque entièrement identique à ce que nous avons décrit actuellement chez le Murin.

A propos du Hérisson, nous devons faire ici une rectification qui n'est pas sans importance. Nous avions cru bien comprendre la pensée de Hubrecht, et nous l'avions schématisée par les figures LXXI et LXII publiées dans le *Placenta des Rongeurs* (p. 275-276) ; mais il n'en est rien. Les schémas de la figure LXXI sont exacts ; mais, dans une récente publication [1], Hubrecht fait remarquer que les schémas de notre figure LXII sont une interprétation inexacte de ses descriptions. Il complète du reste son mémoire antérieur par de nouvelles figures et de nouveaux détails descriptifs, car, dit-il (*op. cit.*, p. 25), son premier travail n'était à cet égard qu'une indication préliminaire et pas assez explicite. En reproduisant ici (fig. XIV) les trois figures qui doivent être substituées à notre figure LXII du *Placenta des Rongeurs*, faisons donc remarquer qu'elles montrent l'amnios achevant de se circonscrire par le fait que « le toit trophoblastique de la cavité de l'amnios se clive en deux lames, dont l'une est la paroi amniotique et dont l'autre demeure en continuité avec le trophoblaste périphérique » (Hubrecht, *loc. cit.*, p. 25). Ceci n'est pas un détail accessoire, à notre point de vue, car, s'il ne s'agit pas de la production première de la cavité de l'amnios, mais seulement de l'isolement et individualisation de sa paroi ectodermique, il se trouve que précisément chez un chéiroptère, le Rhinolophe, dont nous étudierons plus tard le développement, il nous semble dès maintenant entrevoir un processus tout semblable à celui que Hubrecht vient de préciser pour le Hérisson.

1. A.-W. Hubrecht, *Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes*, Amsterdam, 1895.

Pour en revenir à la question de la production d'une masse amniotique pleine, qui se creuse bientôt, nous voyons donc que les dispositions étudiées chez le Murin n'ont plus le caractère singulier, invraisemblable qu'elles présentaient tout d'abord. Ces dispositions se produisent ici pendant un stade très court, elles sont transitoires, elles ont ainsi échappé aux quelques rares auteurs qui se sont occupés de ce chéiroptère. Il nous était donc précieux de pouvoir montrer qu'elles ne sont cependant pas invraisemblables, à en juger par les dispositions du même genre qu'on rencontre chez d'autres mammifères.

Mais ce n'est pas tout. Non seulement le processus de formation

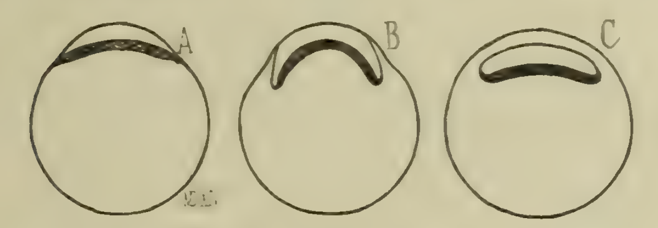


Fig. XIV. — Les stades d'achèvement de l'amnios chez le Hérisson (Hubrecht, 1895). — A, premier stade : une cavité au-dessus de l'épiblaste embryonnaire; — B, stade suivant : clivage du trophoblaste qui est au-dessus de l'épiblaste embryonnaire; — C, stade terminal; une cavité amniotique close indépendante du trophoblaste.

massive, si bien connu pour le tube encéphalo-médullaire des poissons osseux, se réalise aussi pour l'amnios chez divers mammifères, mais il se réalise aussi, et encore pour l'amnios, chez un autre chéiroptère que le Murin, et là il est si accentué qu'il va presque à imprimer au développement des feuillets les caractères de l'inversion que nous venons de rappeler chez le rongeur. Le moment est en effet venu de citer à cet égard les récentes recherches de Selenka.

Pendant son séjour aux Indes orientales, à la recherche de femelles de singes en gestation, Selenka a eu l'occasion de recueillir de nombreuses Roussettes (Pteropus edulis), chauves-souris du sous-ordre des *mégachéiroptères*. Il en a fait lui-même l'étude en ce qui concerne la formation des feuillets blastodermiques [1], confiant l'étude du placenta à son collaborateur R. Göhre [2]. Il a trouvé là, dit-il (*op. cit.*, p. 209), une nouvelle forme d'inversion des feuillets,

1. Emil Selenka, *Studien uber Entwickelungsgeschichte*, Heft. 5, chap. 5; *Keimbildung des Kalong* (Pteropus edulis), Wiesbaden, 1892.
2. Rudolph Göhre, *Dottersack und Placenta des Kalong* (*Ibid.*, chap. 6).

forme qu'il aurait également retrouvée depuis chez les chéiroptères d'Europe [1].

Quoique ayant ouvert un très grand nombre de femelles, Selenka déclare n'avoir pu encore surprendre l'ovule en segmentation ; l'œuf le plus jeune qu'il ait pu étudier était déjà une vésicule composée de deux feuillets et se trouvait soudé à la muqueuse utérine. Cet œuf (*op. cit.*, p. 211) avait la forme d'une demi-sphère dont la base épaissie donne naissance à un bouchon qui se projette dans l'intérieur de l'œuf comme une bougie dans une lanterne. La partie convexe de l'œuf proémine libre dans la cavité utérine, tandis que sa base est solidement attachée à la surface de la muqueuse utérine. Sur une coupe on reconnaît d'abord une couche endodermique, qui, sous la forme d'une seule couche continue de cellules, revêt la surface interne de la vésicule blastodermique, ainsi que la saillie précédemment indiquée sous le nom de bouchon. Vient ensuite l'ectoderme, qui forme successivement : *a*, une couche simple de cellules cubiques sur la partie convexe de l'œuf ; *b*, la base ou région aplatie de l'œuf (région placentaire), laquelle est soudée à l'utérus et donne déjà naissance à des saillies pénétrant la muqueuse utérine ; *c*, enfin une masse cellulaire solide, en forme de bouchon, masse qui est encore en contiguïté avec l'ectoderme placentaire, mais qui en diffère déjà au point de vue histologique... Ce bouchon, avec les éléments endodermiques qui le revêtent, représente la région embryonnaire et amniotique. C'est ce que montrent bien ses figures 2 et 4 (fig. XV ci-contre). Dans la dernière on voit ce bouchon ectodermique, ou ectoderme formatif, complètement entouré par un repli en anneau du feuillet interne, par suite séparé de l'ectoderme qui donne naissance aux végétations placentaires, et repoussé ainsi vers le centre de la vésicule blastodermique. « Je possède, dit-il, de ce stade, de nombreuses préparations bien concordantes. »

« La transformation la plus importante de cet état de choses con-

1. Sur ce fait, qui serait pour nous d'une si grande importance, Selenka ne donne que deux trop brèves mentions. A la page 210, il dit : « Chez les chéiroptères insectivores indigènes il y a aussi un semblable mode d'inversion, fait important, que j'ai eu récemment l'occasion de constater. » Puis, p. 214, il ajoute : « Cette inversion se rencontre encore chez la Taupe, le *Vespertilio*, le Pteropus, quoique ces animaux soient bien éloignés des rongeurs, et que leur vésicule ombilicale se comporte tout autrement chez ces derniers. » Il s'agirait donc, comme chéiroptère indigène, du *Vespertilio*, et sans doute du *Vespertilio murinus*, puisque c'est là l'espèce la plus commune. Selenka aurait donc observé les mêmes faits que nous, ce que nous sommes heureux de noter comme confirmation de nos descriptions.

siste dans le creusement de la masse ectodermique (bouchon) primitivement pleine. Ce processus commence par la dégénérescence des cellules centrales, ainsi qu'on peut le conclure de la présence de débris nucléaires irrégulièrement disposés, qui sont épars dans la cavité en voie d'apparition; c'est une forme typique de noyaux tombés en décadence. La figure 6 (voir en 6, fig. XVI, ci-contre) dessinée à la chambre claire d'après une pièce admirablement conservée, est remarquable par la saillie *d*; comme sur d'autres pièces du même âge ou un peu plus âgées je ne retrouve pas cette saillie,

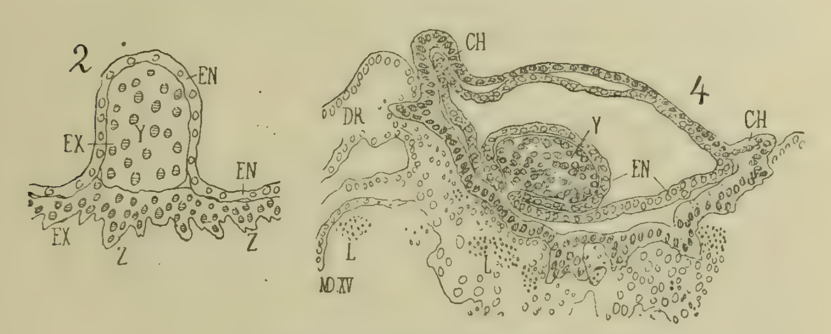


Fig. XV. — Fig. 2 et 4 de la pl. XLI de Selenka (*op. cit.*, 1892). Masse amniotique du Pteropus.

Fig. 2. — En Y masse de l'ectoderme formatif; — EN, endoderme; EX, ectoderme; — Z, villosités pleines de chorion ectodermique.

Fig. 4. — Vésicule blastodermique plus avancée : — Ch, chorion; — Dr, glandes n'ayant conservé qu'en partie leur épithélium; — L, leucocytes aussi bien dans les glandes que dans le tissu de la muqueuse utérine; les autres lettres comme précédemment.

on en peut conclure qu'elle est sans signification spéciale [1] » (p. 212).

... « Aussitôt que la masse ectodermique pleine s'est creusée, le développement de l'embryon se fait selon les processus classiquement connus, avec cette seule particularité que l'embryon est courbe, avec concavité dorsale, et convexité ventrale. Je possède une demi-douzaine de stades intermédiaires, depuis le creusement de la masse ectodermique jusqu'à l'étalement du disque germinatif, et toutes ces préparations présentent les mêmes dispositions que les stades correspondants du développement des rongeurs à inversion; c'est pourquoi je n'ai à cet égard qu'à renvoyer le lecteur à mes précédentes études sur ces animaux. »

1. Il s'agit là sans doute d'un débris informe et destiné à être résorbé comme les débris irréguliers du toit de la cavité amniotique primitive du Murin.

Selenka donne. comme résumé de ces descriptions, les trois figures schématiques, A, B, C que nous reproduisons dans la figure XVI. Il est facile de voir qu'en effet les choses se passent chez le Ptéropus tout à fait comme chez les rongeurs inversés. La masse amniotique pleine se sépare de la surface de l'œuf, puis se creuse; il n'y a pas, comme chez le Murin (comparer avec la fig. XIII), ouverture de la masse amniotique à la surface de l'œuf, et par suite retour au mode classique de développement de l'amnios, par formation de plis amniotiques ectodermiques. Il resterait donc à déterminer la signification de ce qui se passe chez le Murin. S'agit-il ici d'une forme de passage qui, du mode classique de développement de

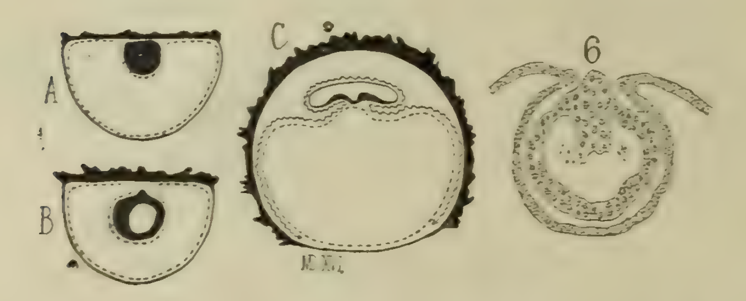


Fig. XVI. — Schémas A, B, C, et fig. 6 de la planche XLI de Selenka (*op. cit.*. 1892).

l'amnios, marche vers le type des rongeurs et du Ptéropus, ou bien au contraire qui dérive de ce dernier type et revient vers le mode classique? Nous ne sommes pas encore en mesure de trancher cette question, déjà posée, dans un sens général, à propos de la loi de Giard rapportée ci-dessus. Il nous semble cependant que nous pencherions plutôt pour la seconde interprétation. En tout cas il ne semble pas que le fait de l'inversion ou du développement de l'amnios par une masse pleine établisse des rapports de parenté entre les animaux qui présentent ce phénomène. Selenka (*op. cit.*, p. 214 et 217) pense que ce processus est en rapport avec la précocité que montre l'œuf à s'attacher aux parois utérines, précocité qui peut être très variable chez des animaux cependant voisins; et nous espérons trouver quelques éléments pour la solution de ces questions dans l'étude des autres chéiroptères dont nous disposons (Rhinolophes et Pipistrelles). Selenka insiste en tout cas sur ce fait que l'inversion se constate chez des mammifères très éloignés les

uns des autres, tels que la Taupe, le Rat, le Cochon d'Inde et les chéiroptères, et il ajoute que ce processus pourrait bien être constaté encore chez quelques autres déciduates. C'est précisément sur ce dernier point que nous voudrions insister, en examinant quelques formations qui nous paraissent des formes aberrantes de ce que nous avons étudié chez le Murin.

Remarquons cependant encore que d'après les figures que Selenka a données des premiers stades du développement des singes, et en présence des dispositions que présente la cavité amniotique dans les œufs les plus jeunes que cet auteur ait pu observer, il nous semble bien certainement que l'amnios de ces mammifères supérieurs doit se développer également par une masse pleine, qui se creuse ensuite; mais Selenka n'a pu observer les tout premiers stades [1], c'est-à-dire ceux auxquels nous supposons que l'amnios doit être une formation ectodermique massive, de sorte que la question ne peut être encore résolue. Elle est cependant d'autant plus intéressante qu'elle s'applique également à l'embryologie de l'œuf humain, pour lequel divers auteurs ont été amenés à supposer semblablement une inversion primitive des feuillets, et par suite une formation amniotique d'abord massive. Cette hypothèse a été émise pour la première fois par Spee [2]; approuvée par Minot [3], elle a été combattue par Keibel [4]; puis elle vient d'être reprise tout récemment par F. Mall [5]. Mais cette question est encore trop hypothétique, pour que nous la discutions ici. Nous aurons au contraire grand intérêt à discuter la signification des faits observés sur la Taupe par Lieberkühn et Heape, sur le Porc par Weysse. Ici en effet il ne s'agit pas de remonter hypothétiquement d'un stade observé à un stade antérieur qu'on suppose, mais de discuter l'interprétation qu'il faut donner à un stade tout à fait primitif directement soumis à l'observation.

1. E. Selenka, *Studien über Entwick., etc.*, Heft. V, p. 201, 202 (1891).
2. Graf von Spee, *Beobachtung an einer menschlichen Keimscheibe mit offener medullarrinne und canalis neurentericus* (Arch. f. Anat. u. Physiol; Anat. Abth., 1889, p. 159).
3. Ch. Sedg. Minot, *Human Embryology*, New-York, 1892 (p. 143).
4. Fr. Keibel, *Ein sehr junges menschliches Ei* (Arch. f. anat. u. Physiol. anat. Abth., 1890, p. 250). — Voir une analyse de ce travail in : *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, 1890, p. 420.
5. F. Mall, *A human Embryo of the second Week* (Anatom. Anzeiger, 5 août 1893, n° 18, p. 630).

3° *Productions analogues observées chez la Taupe et chez le Porc.* L'étude des feuillets blastodermiques chez les mammifères est hérissée de difficultés qui résultent surtout de ce qu'on arrive rarement à se procurer tous les stades du développement pour un seul et même animal. On est donc conduit à emprunter les éléments de démonstration à des espèces différentes. Cette manière de procéder a amené, dans la conception du mode de formation des feuillets, des résultats contradictoires, en même temps qu'elle produisait plusieurs observations demeurées plus ou moins énigmatiques, faute de points de comparaison. Il est toute une série de faits de ce genre que nous croyons devoir analyser et critiquer ici, pensant qu'ils pourront trouver quelque lueur d'explication nouvelle dans leur comparaison avec les phénomènes plus régulièrement suivis du développement du Murin. Tels sont les faits observés sur la taupe par Lieberkühn et Heape, sur la truie par Weysse, sur la chienne par Lieberkühn, et enfin chez la lapine par Rauber.

a. Lieberkühn et la tache embryonnaire (disque germinatif) de la Taupe. — Dans son mémoire sur les feuillets blastodermiques des mammifères, publié à l'occasion du jubilé de H. Nasse, Lieberkühn [1] décrit d'abord un œuf de Taupe à la fin de la segmentation; cet œuf a un diamètre d'environ douze centièmes de millimètre (0, 12). « Dans les stades qui suivent immédiatement, dit-il, l'œuf conserve les mêmes dimensions, mais dans son centre s'est accumulé un liquide, et la cavité qui contient celui-ci est telle que, sur la plus grande partie de son étendue, elle est limitée par une seule couche de cellules, et sur une petite partie par un amas de cellules en couches multiples. Ce dernier point est la tache ou épaississement embryogène formé par la continuation de la couche unicellulaire, à la face interne de laquelle est attaché ce qu'on nomme le *résidu vitellin* (Rest der Dotterzellen; fig. 1. — Voir fig. XVII en 1)... Il est remarquable que l'œuf n'ait pas changé de volume en passant des derniers stades de la segmentation à cet état de vésicule blastodermique. Sans doute l'espace central rempli de liquide s'est-il formé simplement par ce fait que les cellules, primitivement sphériques, sont transformées en cellules polyédriques aplaties. — On admet généralement jusqu'ici que la suite du développement consiste en ce que le résidu vitellin s'étale au-dessous de l'ectoderme,

1. N. Lieberkühn, *Uber die Keimblätter der Saugethiere*. Marburg, 1879.

donnant ainsi naissance à l'endoderme, de sorte que le disque embryonnaire se trouve en fin de compte formé d'un ectoderme et d'un endoderme chacun d'une seule couche de cellules... »

C'est contre cette interprétation qu'il apporte ses observations sur la Taupe. Déjà, en 1875, à la Société des naturalistes à Marbourg, il avait fait remarquer que l'ectoderme de la Taupe, à ce stade, est, au niveau du disque embryonnaire, épais et présentant une superposition de plusieurs cellules. Ce sont ces observations qu'il vient confirmer dans le présent mémoire. Lieberkühn passe alors à la description du disque germinatif ou embryonnaire d'un œuf de Taupe mesurant 1 millimètre en diamètre. Nous devons tout de suite faire remarquer qu'il passe ainsi, sans intermédiaires, d'un œuf du diamètre de 0, 12 à un œuf du diamètre de 1,00, c'est-à-dire de dimensions dix fois plus considérables; que par suite il s'est évidemment passé, entre le premier et le second de ces œufs, des transformations qui lui ont échappé, et que rien ne l'autorise à voir, dans l'épaississement ectodermique qu'il va décrire (fig. XVII en 5, ci-après), la suite, le résultat de la transformation du résidu vitellin de sa fig. 1... C'est exactement comme si, sur notre figure XIII, nous sautions, sans intermédiaire, du schéma A au schéma D et voulions voir dans le renflement ectodermique de ce dernier la suite de la masse endodermique figurée dans le premier; et encore n'y a-t-il même pas entre les schémas A et D une différence de dimensions aussi considérable que celle qui existe entre les deux stades étudiés par Lieberkühn, puisqu'ici (fig. XIII) le schéma D n'est pas trois fois plus large que le schéma A, tandis que le second œuf de Lieberkühn est dix fois plus large que le premier. Nous pensons donc qu'il y a eu bien réellement, entre les deux stades qu'il a étudiés, étalement de la masse endodermique (résidu vitellin), d'où formation d'une vésicule blastodermique à deux feuillets minces et chacun d'un seul rang de cellules (schéma B, fig. XIII), puis que l'ectoderme a présenté un épaississement local (schéma C, fig. XIII), lequel s'est creusé; et c'est seulement dans ce dernier état que Lieberkühn a repris l'observation. Ceci étant dit, nous n'avons qu'à reproduire les descriptions et les figures de l'auteur, et l'interprétation réelle de ces faits sautera aux yeux.

« Une série de coupes sur le disque germinatif ou région du résidu vitellin d'un œuf de Taupe d'un diamètre d'environ 1 millimètre, montre les dispositions suivantes : sur une coupe des bords

du disque germinatif, lequel a une forme lenticulaire, on voit, dans la région médiane, une superposition de quatre à cinq cellules (fig. 5 de Lieberkühn, fig. XVII ci-contre, en 5), de deux ou trois seulement dans les parties latérales. Ces cellules ne sont pas disposées régulièrement en couches distinctes, mais pêle-mêle; elles sont arrondies ou polyédriques. Mais sur les parties latérales elles deviennent presque plates, et forment, sur une très courte étendue, deux couches bien distinctes, qui se continuent ensuite avec la paroi à une seule couche du reste de l'œuf, c'est-à-dire avec l'ecto-

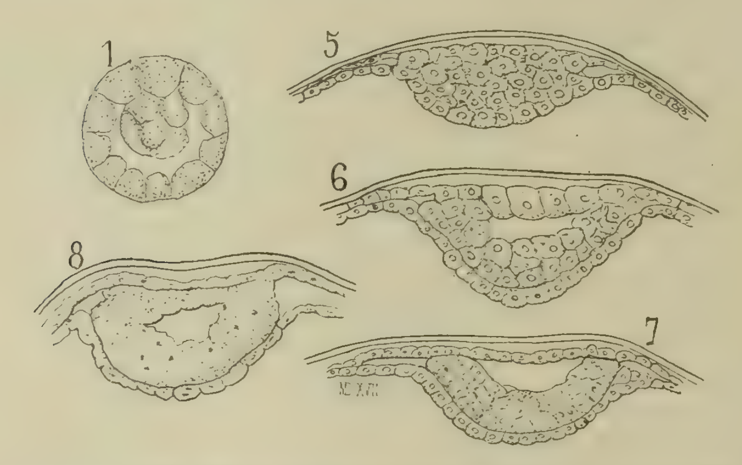


Fig. XVII. — Reproduction des figures 1, 5, 6, 7, 8 de Lieberkühn (Keimblätter, 1879).

Fig. 1. — L'état le plus jeune de la vésicule blastodermique de la Taupe : pièce un peu ratatinée par le liquide de Muller. Le point épaissi (tache embryonnaire) ne montre pas des lignes de séparation bien nettes entre les cellules.

Fig. 5. — Coupe passant par le bord de la tache embryonnaire; — fig. 6, 7 et 8, les coupes qui succèdent à la précédente. Toutes ces figures sont au même grossissement (Hartnack, Ocul. III; object. 5).

derme. Sur la coupe suivante (fig. 6 de Lieberkühn, fig. XVII ci-contre en 6), on trouve une petite cavité au milieu de cette formation. Le toit de cette cavité est constitué d'une couche simple de cellules arrondies, de dimensions diverses, qui, sur les bords de la formation, se continuent d'une part avec la couche ectodermique à cellules plates, et d'autre part avec les éléments qui forment le plancher de la cavité. Les cellules de ce plancher forment deux couches, dont l'une, qui limite la cavité, est épaisse, présente des superpositions de deux ou trois cellules irrégulièrement disposées, et s'infléchit latéralement pour se continuer avec les éléments du toit, tandis que l'autre, située vers la cavité de l'œuf, n'est que d'une

seule rangée de cellules et se continue latéralement avec l'ectoderme du reste de l'œuf. La coupe suivante (fig. 7 de L. — fig. XVII ci-contre en 7) diffère de la précédente en ce que la couche de cellules qui forme le plancher de la cavité, est plus indépendante, mieux limitée vers les bords. Dans la coupe suivante (fig. 8 de L. — fig. XVII, en 8), la cavité est plus petite, et son toit est formé de deux couches de cellules, dont l'une est en continuité avec l'ectoderme du reste de l'œuf, tandis que l'autre se continue avec le plancher de la cavité. Ici encore la couche qui limite la cavité générale de la vésicule blastodermique se dessine comme bien distincte et se continuant, vers les bords, avec l'ectoderme. Dans les coupes suivantes la petite cavité disparaît, et les choses se présentent de nouveau comme dans les premières coupes. »

Il est impossible, à l'inspection de ces figures, et à la lecture de cette description, de ne pas reconnaître qu'on est en présence de deux feuillets blastodermiques, savoir l'endoderme, si parfaitement représenté dans ces figures, et l'ectoderme qui a formé une masse dans le centre de laquelle s'est produite une cavité. Nous sommes, en un mot, en présence d'une masse ectodermique d'abord pleine, et actuellement en voie de creusement par une véritable dislocation; et en effet l'auteur insiste à plusieurs reprises sur ce que les cellules ne sont pas en assises régulières, mais disposées pêle-mêle. Lieberkühn (*op. cit.*, p. 5) déclare n'avoir pu étudier, sur des coupes, des disques germinatifs plus jeunes; ils sont alors si peu étendus qu'on a peine à en reconnaître la place; aussi a-t-il cherché en vain à connaître le mode de production de la petite cavité en question. Ses pièces ont été traitées par le liquide de Muller; se défiant des effets de ce réactif, il a dans un autre cas employé l'acide picrique. Il s'agissait d'un disque large de deux dixièmes de millimètre. Là aussi il a retrouvé la petite cavité, mais plus étroite, sous forme de fente transversale.

Ne pouvant compléter ses études sur la taupe, il s'est adressé à la vésicule blastodermique de la chienne, où il a trouvé des dispositions analogues. Nous y reviendrons plus loin. De ces observations diverses, il est amené à la conclusion (*op. cit.*, p. 7) suivante : « Quand on se demande ce que deviennent les éléments superposés en couches multiples du résidu vitellin, il n'y a pas d'autre interprétation possible que d'admettre qu'une faible partie de ces éléments a donné naissance à l'endoderme, mais que la plus grosse partie

s'est incorporée à l'ectoderme primitif, si mince, et l'a transformé en cet ectoderme épaissi que nous venons de voir. Ainsi s'explique que l'ectoderme, primitivement d'une seule couche, présente ensuite des stratifications multiples. Il est d'autre part impossible que l'endoderme, actuellement si mince et si peu étendu, représente toutes les cellules primitives du résidu vitellin. »

A cela nous répondrons : 1° que le résidu vitellin (masse endodermique) observé sur un œuf du diamètre de 1 dixième de millimètre n'est que suffisant pour former le revêtement endodermique de la tache embryonnaire d'un œuf de 1 millimètre de diamètre, tache embryonnaire qui mesure elle-même 2 millimètres de largeur (remarquer que dans la fig. XVII toutes les figures sont à un même grossissement) ; — 2° que du reste, à ce second stade, l'endoderme est certainement plus étendu que ne l'a cru Lieberkühn ; qu'il n'existe pas seulement au niveau du disque germinatif ou tache embryonnaire, mais revêt déjà au moins tout l'hémisphère supérieur de l'œuf ; — 3° que le résidu vitellin (masse endodermique) n'a rien à voir dans l'épaississement ectodermique creux ; qu'il s'agit là d'une formation absolument propre à l'ectoderme primitif, lequel s'est épaissi localement en une masse pleine, par prolifération de ses éléments ; — 4° et enfin que les interprétations de Lieberkühn sont erronées parce qu'il a comblé par des hypothèses pures l'énorme lacune qui se trouve dans ses observations entre deux vésicules blastodermiques dont la seconde a un diamètre dix fois plus grand que la première (fig. XVII).

b. Heape et le blastoderme de la taupe. — Heape a publié, de 1882 à 1886, une série d'études sur le développement de la taupe. Dans son mémoire de 1883 [1] il décrit la même formation observée par Lieberkühn, mais la suit d'une manière plus complète. Nous donnerons d'abord un abrégé de ses descriptions, avec quelques-unes de ses figures, en présentant au fur et à mesure quelques considérations critiques que nous compléterons ensuite dans une vue d'ensemble. Nous sommes forcés, précisément pour étayer ces critiques, de remonter, comme nous l'avons fait pour Lieberkühn, jusque vers la fin de la segmentation, et nous tâcherons de comparer chacun de ces stades avec ceux que nous avons observés chez le Murin.

1. Walter Heape, *The Development of the Mole* (Talpa europæa); *The formation of the Germinal Layers, and early development of the Medullary Groove and Notochord* (Quarterly Journ. of microscop. Science, 1883, vol. XXIII, new ser., p. 412).

Heape décrit, sous le titre d'*œuf arrivé à la fin du stade de segmentation*, un œuf dont il donne une figure à peu près exactement semblable à notre figure 24 (pl. I), si ce n'est que la couche des cellules externes (qu'il appelle feuillet externe et non encore *épiblaste*) est plus étroitement appliquée sur la masse interne de cellules endodermiques (il nomme *masse interne* ce que les Allemands nomment *résidu vitellin*, *Rest der Dotterzellen*; ce que, avec Van Beneden, nous nommons *masse endodermique*). — Il passe ensuite à la description d'un œuf (*op. cit.*, p. 417) où une fente s'est produite entre la masse interne et le feuillet externe; la figure qu'il en donne est intermédiaire entre notre fig. 24 et notre fig. 25. Le blastopore a entièrement disparu : « On ne peut reconnaître le point correspondant à celui qu'occupait primitivement ce blastopore; mais il me semble qu'il y a de bonnes raisons, en comparant le développement du lapin et de la taupe avec les mammifères qui présentent l'inversion blastodermique, pour penser que l'opinion de Beneden est exacte, à savoir que la masse interne demeure attachée précisément sur le point du feuillet externe où était primitivement l'orifice en question. » — Il n'y a que peu ou pas de différence de volume entre cet œuf et le précédent (de même qu'il y aurait peu de différences entre l'œuf de notre fig. 24 et un œuf un peu moins avancé de la fig. 25). — Vient alors un œuf dont le diamètre a doublé, comparativement aux deux précédents. Cet œuf nous paraît donc répondre à peu près à ceux de nos figures 33, 34, ou être un peu moins avancé. — Ainsi, jusque-là, ses stades sont à peu près superposables aux nôtres. Mais alors il passe à la description d'un œuf dont le diamètre est triple de celui du précédent. Ceci nous amène à penser qu'il y a dans ses observations une lacune, et que, en raison de ses dimensions, l'œuf en question correspondrait à peu près à ceux de nos figures 41, 45 (voir la fig. XIII, en D); il est évident cependant que nous ne saurions conclure d'après la comparaison des dimensions de l'œuf chez des animaux différents. Mais on va voir que la description de cet œuf répond exactement à celle de nos figures 41, 45, ou même à un stade un peu plus avancé (celui de notre fig. 47). Cette fois nous pouvons dire qu'il y a dans ses observations une grosse lacune, et que, pendant les stades correspondants à cette lacune, des tranformations importantes se sont produites. Le fait de ne pas connaître ces transformations rend entièrement hypothétique l'interprétation des dispositions que pré-

sente ce quatrième œuf. Nos observations présentent aussi des lacunes à cette période, mais des lacunes moins considérables, et grâce à la connaissance du stade des figures 35 et 36, puis des figures 39, 40, nous avons la notion d'une période où l'œuf est absolument didermique, puis d'une période où l'ectoderme s'épaissit dans la région embryonnaire (ou amniotique). Nous sommes

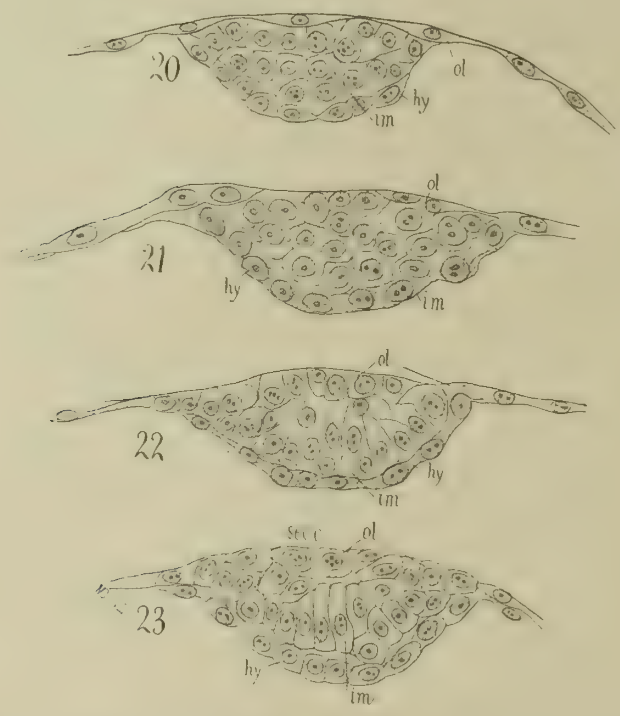


Fig. XVIII. — Reproduction des figures 20, 21, 22 et 23 de Heape : « Coupes au niveau du centre de la masse interne de quatre diverses vésicules blastodermiques. On y voit la formation de l'hypoblaste aux dépens des cellules de la masse interne. Dans les deux dernières, les cellules du feuillet externe, au-dessus de la masse interne, ont augmenté en nombre et en volume, et les cellules de la masse interne sont devenues cylindriques. »

donc ainsi amenés à interpréter, de par les faits et sans hypothèses, les dispositions analogues à celles présentées par nos figures 41, 45, 47, c'est-à-dire par des œufs très analogues au quatrième œuf observé par Heape; et notre interprétation diffère singulièrement de celle présentée par cet auteur, comme on va le voir.

La figure XVIII reproduit les coupes que Heape donne de ce quatrième œuf et d'autres semblables. D'après l'étude que nous avons

faite précédemment nous n'hésitons pas à interpréter cet aspect en disant qu'une couche endodermique s'est formée par étalement de la masse endodermique primitive (masse interne de Heape), et que l'ectoderme a formé un épaississement (notre masse amniotique) dans lequel commence à se produire la fissuration qui aboutira à une dislocation. Voici au contraire comment Heape interprète les présentes dispositions. N'ayant pas observé le stade didermique pur, il part du stade très antérieur représenté par une masse interne adhérente à un point du feuillet externe. « L'œuf continuant à augmenter de volume, la masse interne s'accroît aussi, change de forme, et s'aplatit contre la région du feuillet externe où elle est appliquée; puis les cellules qui composent cette masse interne se disposent en deux couches. Cette disposition ou différenciation se fait de la manière suivante : les cellules qui sont du côté de la cavité blastodermique se séparent du reste de la masse interne, c'est-à-dire de la principale portion de cette masse, et forment une simple couche d'éléments disposés sur la surface interne de cette masse; cette couche est l'hypoblaste [1]. L'hypoblaste dérive donc de cellules résultant de la multiplication de la masse cellulaire interne qu'on trouve sur l'œuf arrivé à la fin du stade de segmentation. Les figures 20 à 23 (fig. XVIII ci-contre) représentent ces transformations, on voit que par places les cellules de la partie inférieure de la masse interne deviennent plus plates que les autres, et se teignent plus fortement par l'hématoxyline : ainsi se forme graduellement un feuillet continu (fig. 21) qui se sépare du reste de la masse (fig. 22). Les autres cellules de la masse interne augmentent en nombre et prennent une forme cylindrique, en même temps qu'elles sont séparées, par *une étroite cavité centrale*, d'avec le feuillet externe. Les cellules de ce feuillet externe, dans la région de la cavité en question, augmentent aussi en nombre et deviennent plus épaisses (plus hautes) que leurs voisines... Quant au feuillet hypoblastique, après s'être détaché de la masse interne primitive, il en demeure séparé jusqu'à l'époque de la formation du mésoblaste; il ne s'accroît que par la multiplication de ses propres cellules, et arrive ainsi à revêtir complè-

1. L'hypoblaste est déjà bien visible sur la figure 20 de Heape; pour nous il existe déjà depuis longtemps dans ce stade; il existe, bien différencié, depuis l'étalement complet de la masse endodermique ou reste vitellin. Il ne dérive pas de ce que Heape appelle masse interne et qu'il représente dans sa fig. 20; la masse interne ici figurée était un épaississement ectodermique.

tement la surface interne de la vésicule blastodermique. » (*Op. cit.*, p. 420.)

Heape s'occupe alors du reste de la masse interne et du feuillet externe adhérent à cette masse, c'est-à-dire de ce que nous avons décrit comme couvercle de plus en plus disloqué de la cavité amniotique. Les transformations qu'il y décrit rappellent à plusieurs égards ce que nous avons vu chez le murin ; la différence la plus considérable est dans le sort ultérieur de ces parties qui, chez la taupe, finiraient par s'incorporer à l'ectoderne de la région embryonnaire. « Cette masse interne (p. 420) augmente le volume, et ses cellules cylindriques, disposées en une double rangée, forment une

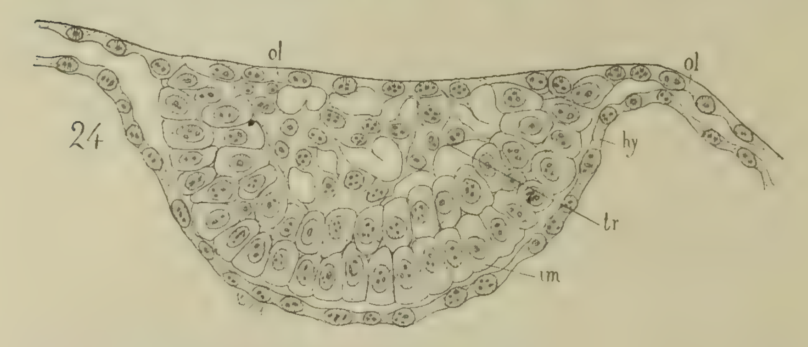


Fig. XIX. — Reproduction de la figure 24 de Heape. « La cavité secondaire contient des cellules qui sont les homologues des cellules du suspenseur (*Träger* de Selenka) des œufs à inversion blastodermique. La masse interne, sous la forme d'une plaque hémisphérique, est en continuité sur ses bords avec le feuillet externe, et elle est formée d'une double rangée de cellules cylindriques. L'hypoblaste se présente maintenant comme un feuillet bien distinct, s'étendant latéralement au delà des limites de la masse interne. »

plaque hémisphérique dont les bords se continuent avec le feuillet externe. Par suite la *cavité en forme de fente étroite* précédemment mentionnée devient beaucoup plus étendue, limitée en bas et sur les côtés par la *plaque* en question, en haut par le feuillet externe; à ce moment elle est partiellement remplie par des tractus de cellules étoilées dérivées des cellules du feuillet externe. On peut désigner cette cavité sous le nom de *cavité secondaire* de la vésicule blastodermique, par opposition à la cavité primitive qui, à la fin de la période dite de segmentation, se produit, sur l'hémisphère opposé, également entre le feuillet externe et la masse interne... La fig. 24 représente ces dispositions. » (Voir fig. XIX ci-contre.)

« Comme transformation subséquente on voit la *plaque* en question changer de forme, devenir plus aplatie, s'unir aux cellules étoi-

lées de la cavité secondaire et aux cellules du feuillet externe. La cavité secondaire est alors oblitérée. Ainsi prend naissance le *feuillet épiblastique* de l'aire embryonnaire. Les figures 25. 26 et 27 montrent ces transformations (fig. XX)... Au stade représenté par la fig. 27, on voit. à la partie la plus superficielle de la plaque, des cellules aplaties qui, d'après leur forme, d'après la direction du grand axe de leurs noyaux, enfin d'après la place

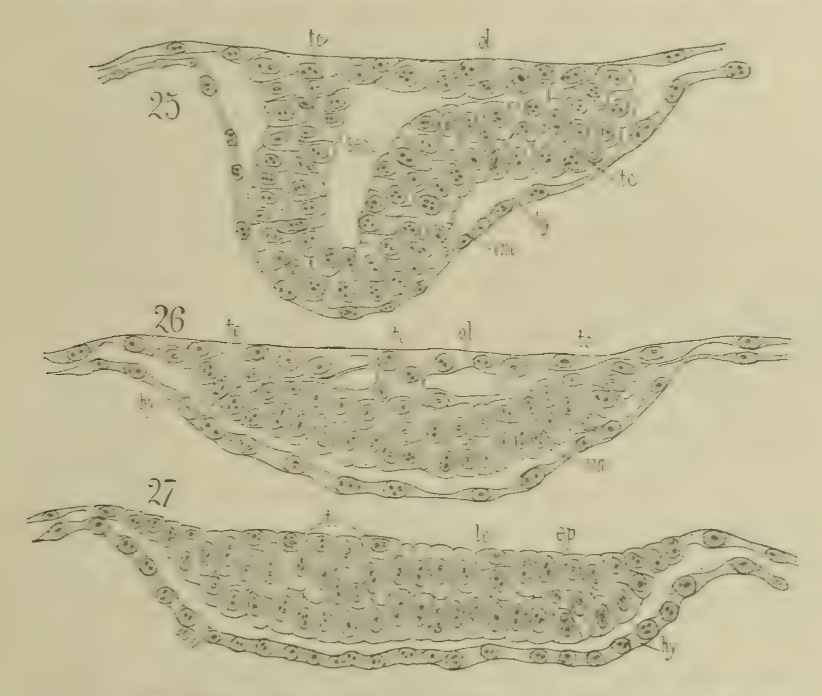


Fig. XX. — Reproduction des figures 25. 26 et 27 de Heape : — « Fig. 25. Dans cette pièce il n'y a pas de cellules remplissant la cavité secondaire; mais le feuillet externe, au-dessus de cette cavité. est très épaissi. — Fig. 26. Coupe d'une masse interne non encore aplatie; il y a des cellules dans la cavité secondaire, avec indices de l'incorporation de ces cellules dans la masse interne; dispositions semblables pour les cellules du feuillet externe, sur les bords de la préparation. — Fig. 27. Coupe légèrement latérale d'une masse interne dont la cavité secondaire est entièrement oblitérée. La masse interne est actuellement en continuité régulière, par ses bords, avec le feuillet externe, et quelques cellules (*t c*) peuvent être considérées comme des éléments du feuillet externe incorporés à la masse interne. »

qu'elles occupent, paraissent incontestablement représenter les restes du feuillet externe primitif. » (*Op. cit.*, p. 421, 422.)

Heape résume ces descriptions et son interprétation en ces termes (*op. cit.*. p. 426) : « L'hypoblaste dérive des cellules de la masse nterne; l'épiblaste est produit par la portion restante de cette

masse interne, avec adjonction de la partie de feuillet externe qui recouvre cette masse. » On voit que les conclusions sont en tout très semblables à celles de Lieberkühn. Nos critiques se résumeraient donc comme celles que nous avons présentées précédemment. Nous dirons seulement, une fois encore, que l'endoderme nous semble déjà parfaitement formé alors que l'auteur en recherche l'origine dans la *masse interne*, et que cette masse interne nous apparaît bien évidemment (fig. XVIII) comme un épaississement de l'ectoderme. Ultérieurement cette masse ectodermique se disloque et se creuse (*cavité secondaire* de Heape) comme chez le Murin; seulement le toit ou couvercle de la cavité ainsi formée, au lieu de se réduire en débris et d'être résorbé, s'incorporerait, au moins partiellement, au plancher de la cavité. C'est là un détail, peut-être une variante, qui nous paraît sans importance. Nous verrons de même que chez le lapin la couche de Rauber est exfoliée et éliminée d'après certains auteurs, incorporée d'après d'autres à l'ectoderme sous-jacent.

c. *Weysse et le blastoderme du porc.* — Notre interprétation, notamment quant à la préexistence de l'endoderme, va être mise en évidence par l'exposé des recherches de Weysse sur le porc. Nous allons voir cet auteur décrire des formations en tout comparables à celles que nous venons d'examiner chez la taupe; il en donnera des interprétations vraiment singulières; mais le fait essentiel pour nous c'est qu'il a bien constaté d'une part que l'endoderme existe alors que prennent naissance certaines végétations et épaississements cellulaires bien analogues à la *masse interne* de Heape, et que ces épaississements et végétations cellulaires se passent uniquement dans l'ectoderme (dans le feuillet externe primitif de Heape).

L'embryologie du porc a été l'objet d'importantes études de la part de Keibel, qui, dans un premier mémoire, a examiné la formation de la ligne primitive, de la corde dorsale, et du mésoderme, et qui vient de poursuivre ses recherches en donnant le développement du corps de l'embryon, de ses organes et de ses annexes [1]. Mais les vésicules blastodermiques les plus jeunes qu'ait examinées cet auteur étaient âgées déjà de quatorze jours, et se présentaient sous la forme d'un boyau cylindrique long de près de 1 mètre. —

1. Franz Keibel, *Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schwein* (Morpholog. Arbeiten herausg. von G. Schwalbe, 1re partie, *in* t. III, 1893; 2e partie, *in* t. V, 1895).

Weysse [1] a été assez heureux pour se procurer des pièces plus jeunes que les blastocytes les plus jeunes étudiés par Keibel; il a recueilli ainsi, sur quatre truies sacrifiées du neuvième au onzième jour après le coït, trente vésicules blastodermiques, à peu près sphériques, mesurant 1 millimètre un quart à 3 millimètres en diamètre. Les vésicules étaient formées de deux membranes cellulaires (état didermique), l'ectoderme et l'endoderme, sans aucune trace encore de mésoderme. Le seul détail présenté par ces vésicules était un épaississement ectodermique, le disque germinatif (ou embryonnaire) mesurant de 0,11 à 0,3 millimètre en diamètre. C'est de ce disque germinatif, dont l'apparition est antérieure à toute autre formation, que l'auteur fait l'étude. Il fait remarquer, au début de son travail, qu'il est bien difficile de savoir au juste l'âge d'un œuf d'après la date du coït, puisque la fécondation ne suit pas immédiatement l'accouplement, les spermatozoïdes pouvant demeurer des heures et des jours dans les organes femelles avant de rencontrer l'ovule; et que d'autre part, durant les premiers stades du développement, des œufs qui ont été probablement fécondés au même moment présentent des degrés très divers de développement. Enfin, au cours de son étude il remarque aussi que le volume de l'œuf n'est pas toujours directement en rapport avec le degré de développement. C'est donc d'après ce degré de développement qu'il a mis ces pièces en série : le tout sera pour nous de savoir si la sériation qu'il adopte correspond bien à la réalité, et s'il n'y a pas à mettre dans un autre ordre de succession les pièces qu'il a rangées d'après une idée *a priori* que précisément nous serons amenés à combattre.

W. Weysse étudie quatre stades successifs du disque germinatif.

I. Dans le premier stade (coupe n° 8 de la fig. XXI ci-après), le disque germinatif se montre formé de cellules ectodermiques allongées perpendiculairement au plan du disque et présentant une tendance à se disposer en deux couches. La surface de ce disque est unie, excepté dans sa future région postérieure où l'on voit une ou deux cellules s'élever au-dessus du niveau du disque. L'étude de coupes successives montre qu'il s'agit d'une sorte de végétation ectodermique se projetant vers le centre de la face supérieure du

1. Arthur Wisswald Weysse, *On the Blastodermic vesicle of* Sus scrofa domesticus (Proceedings American Academy of Arts and Sciences, t. XXX; Cambridge, Mass., 1894).

disque, végétation à laquelle l'auteur donne le nom de *pont* (bridge), expression que nous traduirons par celle de *couvercle*, ayant déjà employé ce dernier terme pour désigner des productions semblables, mais autrement interprétées (dislocation de la masse amniotique) chez le Murin.

Disons tout de suite, pour préparer à l'intelligence des descriptions abrégées qui vont suivre, ce qu'il va advenir tout d'abord de ce couvercle et du reste du disque germinatif. Par la suite du développement, le disque germinatif croît par multiplication de ses cellules, mais son diamètre n'augmente que lentement (noter ce détail à notre point de vue; *op. cit.*, p. 301), la prolifération cellulaire produisant surtout un accroissement en épaisseur. En même temps que cet accroissement, la multiplication des cellules à l'extrémité postérieure du disque donne naissance à une lame cellulaire libre s'avançant d'arrière en avant, laquelle s'unit bientôt à deux petites lames semblables produites sur les côtés ; ainsi se développe un *couvercle*, qui d'abord adhère au disque par trois points seulement, et qui, vu la fusion des parties sus-indiquées, se trouve ensuite attaché à toute la circonférence du disque, excepté en avant. Au-dessous de ce couvercle, la surface du disque est légèrement déprimée, de sorte qu'il y a une cavité interposée entre le disque et son couvercle. C'est ce que montre l'étude des stades suivants.

II. En effet, le second stade, représenté par la coupe 10 de la figure XXI (section médiane longitudinale du disque), montre un disque dont la face supérieure est excavée, avec des bords saillants, et du bord postérieur on voit se détacher un épais prolongement ectodermique représentant le *couvercle* en question. Ce couvercle est actuellement formé de deux couches de cellules, semblables à tous égards aux éléments ectodermiques du disque germinatif. L'auteur fait remarquer (*op. cit.*, p. 292) que le disque germinatif ici figuré est exceptionnellement large, pour un couvercle encore si peu étendu (notons encore ce point, car il nous amènera à justifier une sériation autre que celle admise par l'auteur, c'est-à-dire à considérer l'état ici figuré non comme un stade de début, mais comme un stade de beaucoup postérieur).

III. La coupe 21 (fig. XXI en 21) représente le troisième stade. C'est une coupe oblique. L'étude des autres coupes de cette même pièce a montré à l'auteur la disposition en trois prolongements dis-

tincts, l'un postérieur et les deux autres latéraux, de la formation en couvercle, disposition que nous avons précédemment indiquée par avance, et que l'auteur figure d'après des reconstructions que nous ne saurions reproduire ici.

IV. Pour ce qu'il considère comme le quatrième stade, Weysse

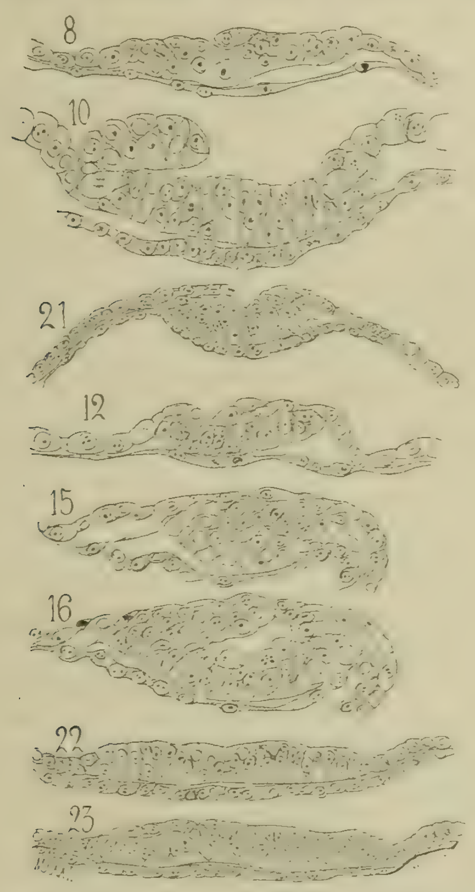


Fig. XXI. — Reproduction des figures 8, 10, 21, 12, 15, 22, 23 de A. W. Weysse, dans l'ordre où cet auteur suppose que leur sériation représente les stades successifs du développement.

examine plusieurs pièces. C'est d'abord la pièce de l'étude de laquelle nous extrayons sa coupe 12 (fig. XXI en 12), représentant une coupe au niveau du bord libre du couvercle. Puis une pièce dont sont représentées de nombreuses coupes, parmi lesquelles nous reproduirons ses figures 15 et 16 (fig. XXI en 15, 16).

V. Le dernier stade du couvercle est représenté par les figures 22 et 23 de Weysse. Ce sont des coupes perpendiculaires à l'axe longitudinal du futur embryon. La figure 22 est d'une coupe située plus en arrière que la figure 23. « Sur la figure 22 on voit que le disque germinatif est formé de cellules dont les noyaux se trouvent à des distances diverses de la surface du disque, et que celui-ci présente une région centrale assez étendue qui se distingue nettement des régions marginales par ce fait qu'elle contient un plus grand nombre de noyaux et qu'elle est légèrement plus saillante que ces parties marginales. Sur la figure 23 on voit une lamelle de cellules séparée du reste de l'ectoderme par une étroite fente. Cette disposition se trouve sur chaque côté du disque, mais, vu l'obliquité de la coupe ici représentée, ne se présente ici que sur le côté gauche de la figure... Toutes ces dispositions, à ce stade, s'expliquent par une simple oblitération de la cavité qui était précédemment entre le disque germinatif et son couvercle, celui-ci s'étant appliqué à la face supérieure du disque, puis soudé avec lui. »

Que signifie ce couvercle qui végète au-dessus du disque pour finalement se fusionner avec lui? Weysse remarque les analogies qu'il y a entre ses figures et celles que Heape a données pour la taupe, mais il se refuse à admettre aucune homologie entre ces deux processus, et parmi les raisons qu'il fait valoir, notons seulement celle-ci (*op. cit.*, p. 312), à savoir que ce que Heape a décrit chez la taupe se produirait à un stade ontogénique plus précoce que ce qu'il a observé chez la truie, puisque dans les figures de Heape l'endoderme ne double encore que le disque germinatif, tandis que chez le porc la vésicule blastodermique est déjà didermique dans toute son étendue avant qu'apparaissent les premiers rudiments du couvercle. Pour trouver une formation comparable à ce couvercle, Weysse n'hésite pas à remonter jusqu'à l'Amphioxus. « Nous savons, dit-il, depuis les recherches de Kowalevsky et de Hatschek, que, aussitôt après la gastrulation, et lorsque s'est produit l'élongation de l'embryon, il y a, en même temps que se dessine la plaque médullaire, une prolifération cellulaire qui commence sur la lèvre postérieure du blastopore et donne naissance, en s'unissant avec deux végétations latérales semblables, à une sorte de voûte qui s'étend sur la région dorsale, limitant une cavité qui reste ouverte à son extrémité antérieure, etc., etc. » (voir Kowalevsky, fig. 11, 12,

13, pl. XV) [1]. Weysse expose longuement les raisons qui plaident en faveur de cette homologie, et les objections qui peuvent lui être faites. Nous ne le suivrons pas dans cette étude.

Mais il nous semble qu'aujourd'hui, ayant connaissance de ce qui se passe chez le Murin, et ayant pu rapprocher ces faits de ceux décrits par Heape sur la taupe, nous pouvons, avec de meilleurs éléments de comparaison, mettre en rapport ces faits, d'une part, avec, d'autre part, ce qui se passe dans la vésicule blastodermique de la truie. Dans l'un comme dans l'autre cas il s'agirait de la production d'une masse ectodermique pleine qui se disloquerait, se divisant ainsi en une couche inférieure ou plancher destinée à persister, et une couche supérieure, ou couvercle, plus ou moins caduque, destinée soit à persister, soit à s'incorporer au reste du germe, peu importe. Pour discuter cette hypothèse, il faut examiner si les pièces de Weysse ont été disposées dans leur sériation naturelle.

Nous ne le pensons pas. D'abord il est évident que sa figure 10, qui est le type de son second stade, appartient à un stade très ultérieur. Cela résulte d'abord de la comparaison des dimensions de ce disque blastodermique avec ceux des figures qui représentent les stades suivants de l'auteur. Cela résulte encore et surtout de la déclaration formelle que fait Weysse, dans un paragraphe intitulé *Considérations sommaires sur la vésicule blastodermique du porc* (*op. cit.*, p. 301); les dispositions décrites d'après la figure 10 sont bien marquées « non seulement, dit-il, sur la pièce en question, mais encore sur plusieurs autres embryons dont le disque blastodermique est beaucoup plus large, et chez lesquels on observe une *grande anticipation ontogénique* » (a greater ontogenic advance). Pourquoi invoquer une discordance entre la période de développement du couvercle et celle du disque, au lieu de reconnaître purement et simplement que ces pièces sont d'un stade très avancé? Donc, en tentant une nouvelle sériation des pièces, nous placerons la figure 10 non plus au second rang, mais près de la fin, c'est-à-dire à l'avant-dernier rang (voir fig. XXII); et nous considérerons le couvercle ici représenté non pas comme un couvercle au début de sa formation, mais comme un débris résultant de la dislocation d'une masse ectodermique pleine.

1. Kowalevsky, *Weitere Studien uber die Entwickelungsgeschichte des Amphioxus.* (Arch. f. mikr. Anat., 1876, vol. XIII, p. 181.)

Or cette dislocation est elle-même indiquée par Weysse, dans ce même paragraphe dont nous venons de citer un passage. En effet, en se tenant aux descriptions que donne cet auteur dans l'étude méthodique des stades qu'il établit, on croirait que les choses (couvercle et ses origines latérales et médiane) sont toujours régulièrement et symétriquement disposées, sans rien qui rappelle cette dislocation



Fig. XXII. — Essai d'une nouvelle mise en série des figures 8, 15, 16, 10, 22, 23 de A. W. Weysse, d'après les stades successifs du développement. — Les figures 22 et 23 sont à un moindre grossissement que les autres.

désordonnée dont nous avons étudié avec tant de soin la forme irrégulière chez le Murin. Mais il n'en est rien : « Une forme anormale, dit-il (p. 302), est intéressante à décrire. Sur une vésicule blastodermique mesurant 4 mill. en diamètre, avec un disque germinatif large de 0,28, les proliférations latérales font défaut, et il n'y a de végétation ectodermique que sur un seul point, dans la région postérieure, d'où le couvercle s'étend en avant le long de la ligne médiane. » Nous sommes donc autorisés à interpréter à cet égard le processus en sens inverse de ce que fait Weysse; il ne s'agit pas d'un couvercle

prenant normalement naissance par trois points et exceptionnellement par un seul, il s'agit de la dislocation d'une masse pleine, dislocation dont le processus ne comporte pas un type normal et des formes exceptionnelles, mais se produit sans obéir à aucune règle précise.

Cette interprétation devient plus nette si nous essayons, pour les figures en question, une mise en série différant de celle proposée par l'auteur en ce que, comme il a été dit plus haut, nous reporterons plus loin sa figure 10, en l'intercalant entre les figures 15 et 16 d'une part, et d'autre part les figures 22 et 23; et, pour plus de simplicité, nous omettrons, comme faisant double emploi, ses figures 21 et 12 précédemment reproduites. Nous avons alors les états successifs représentés par l'ensemble de la figure XXII. La sériation ici proposée est légitime quant aux dimensions croissantes du disque germinatif, puisque les figures 8, 15-16 et 10 sont à un même grossissement, et que les figures 22-23, présentant un disque blastodermique germinatif plus étendu que ceux qui précèdent, alors que cependant il est dessiné à un grossissement plus faible, doivent bien évidemment être placées les dernières. Mais cette sériation ne paraît pas légitime quand on a égard aux dimensions des vésicules blastodermiques, et cela spécialement pour la figure 10, qui, appartenant à une vésicule de 2 mill. 65 en diamètre, se trouve venir après une vésicule plus volumineuse, celle des figures 15-16, qui présente un diamètre de 3 mill. 4. Or l'auteur, qui nous donne avec soin toutes ces mensurations, fait remarquer lui-même (*op. cit.*, p. 289) qu'il n'y a pas un rapport constant et absolu entre les dimensions des parties et leur état de développement, et lui-même, dans sa mise en série, se trouve en présence d'une contradiction plus frappante encore que dans la sériation ici proposée, puisque, en faisant de sa figure 10 le type du 2e stade, il place une vésicule germinative de 2,65 en diamètre après une vésicule de 1,25 (fig. 8) et avant une vésicule de 1,95.

Dans la mise en série proposée d'après la figure XXII ayons bien soin de remarquer que la figure 15 et la figure 16 sont d'une seule et même pièce, dont elles représentent des coupes à des niveaux différents, et non de deux pièces différentes; dont l'une représenterait (fig. 15) une masse ectodermique pleine, et l'autre (fig. 16) une masse ectodermique en voie de creusement. S'il en était ainsi notre mise en série aurait un caractère si démonstratif, que nous serions

dispensés de toute explication. Mais malheureusement les pièces figurées par Weysse ne nous présentent pas une seule fois une masse ectodermique pleine, massive, avant toute dislocation, comme nous l'avons vu si nettement pour le Murin. C'est ce qui rend si laborieuse la discussion de l'interprétation nouvelle que nous en avons entreprise; c'est aussi l'absence de ce stade qui a amené Weysse à interpréter les choses à rebours, nous osons le dire; au lieu d'une masse pleine qui se creuse, s'ouvre et s'étale, il a cru assister à la formation d'une lame qui s'avance et recouvre une certaine portion de la surface du blastoderme.

Du reste ceci peut recevoir diverses explications. Ou bien, comme nous venons de le dire, le stade de masse pleine a échappé à l'auteur, ne s'est pas présenté dans ses pièces, par le fait d'une lacune. Ou bien ce stade n'existe pas, la dislocation de la masse ectodermique commençant à se produire normalement dès que cette masse apparaît. Ou bien enfin cette dislocation s'est produite artificiellement, accidentellement, sur les pièces, par suite des manœuvres des préparations. De ces trois hypothèses, la seconde et la troisième nous paraissent très vraisemblables, et diverses raisons nous paraissent devoir attirer particulièrement l'attention sur la dernière.

En effet, en donnant la technique qu'il a employée, l'auteur indique qu'il a suivi, mais avec quelques modifications, les procédés employés par Keibel. Il n'a pas ouvert les utérus dans un bain de liquide de Kleinenberg, celui-ci présentant l'inconvénient d'attaquer les instruments et de colorer désagréablement les doigts. Il a employé la solution normale de chlorure de sodium (0, 75 pour 100), à la température d'environ 40° centigrades. « Keibel, dit-il (p. 285), n'a pas voulu employer ce procédé qu'il considère comme capable de détériorer l'embryon, et Bonnet (dans son mémoire sur l'embryologie des ruminants) prétend que l'embryon, par un trop long séjour dans cette solution, s'imbibe et se gonfle. Il en est certainement ainsi, lorsque le séjour dans le milieu d'extraction est aussi prolongé qu'il est nécessaire pour détacher des embryons aussi avancés que ceux étudiés par Keibel, c'est-à-dire des vésicules blastodermiques mesurant plus d'un mètre de longueur, avec grande complication de plicatures répondant à celles des parois utérines; de même pour les embryons observés par Bonnet; mais pour des pièces aussi jeunes que celles recueillies par moi, le temps néces-

saire pour recueillir les vésicules blastodermiques est trop court pour qu'il se produise, par l'action de la solution de chlorure, aucune modification soit dans l'ensemble de la pièce, soit dans ses éléments histologiques. Aussitôt que la vésicule blastodermique était isolée, elle était transportée dans le liquide picro-sulfurique de Kleinenberg. » Or, malgré ce sentiment de sécurité de l'auteur, nous craignons qu'en effet ses pièces n'aient pas été sans altération, et que notamment de légères dislocations aient pu se produire dans une masse ectodermique tiraillée, que ne soutient aucune membrane vitelline; il est certain qu'il aurait été mieux en garde contre tout accident en faisant ses toutes premières manipulations dans le liquide fixateur lui-même.

Mais ce n'est pas tout. Au lieu de pratiquer les coupes sur les pièces régulièrement fixées, puis de colorer ces coupes une fois collées sur le porte-objet, Weysse pratique primitivement la coloration en masse. C'est ce que nous avons fait à bien des reprises pour diverses pièces; mais nous y avons actuellement renoncé d'une manière définitive, nous étant convaincu que la coloration en masse est toujours moins bien réussie que celle faite consécutivement sur les coupes, détail peu important pour la critique qui nous occupe en ce moment, mais ayant de plus constaté (détail ici essentiel) que la coloration en masse détermine des gonflements de certaines parties, des dislocations entre les feuillets cellulaires, par le fait du passage de liquides alcooliques dans des solutions aqueuses ou peu alcooliques. Il est vrai que Weysse a fait usage, comme colorant, de l'hématoxyline alcoolique de Kleinenberg, mais diluée; et les vésicules blastodermiques qu'il colorait ainsi sont des pièces infiniment plus délicates que celles sur lesquelles nous avons constaté les inconvénients de colorations en masse, préalablement à la pratique des coupes.

Nous pensons donc que notre interprétation, faisant suite à celle que nous avons donnée des recherches de Heape, vaut mieux que celle qui consiste à remonter jusqu'à l'Amphioxus pour expliquer la formation d'un couvercle qui se forme et croît, alors que en réalité il s'agit de la dislocation du toit d'une cavité, toit qui se détruit et est résorbé. Que ce toit ne se résorbe pas en entier, mais soit en partie incorporé à nouveau au plancher de la cavité, c'est, nous l'avons dit à propos de la Taupe, un détail relativement accessoire. En tout cas nous verrons plus loin que Hubrecht, le seul auteur qui

ait encore eu l'occasion de faire allusion au travail de Weysse, considère les faits observés par celui-ci comme devant être rapprochés de ceux de Heape sur la Taupe et de ceux qu'il décrit lui-même sur divers insectivores. Il est vrai qu'en faisant ces rapprochements il arrive à une interprétation que nous aurons à combattre.

4° *Faits relatifs à divers insectivores et au Lapin.*

Après cette longue discussion des travaux de Lieberkühn, Heape et Weysse, nous indiquerons plus brièvement quelques autres recherches faites sur divers mammifères et nous révélant des processus analogues à ceux que nous venons de passer en revue, mais d'une analogie cependant moins évidente.

Ainsi Lieberkühn [1] a trouvé, sur la vésicule blastodermique du Chien, au dixième jour, une formation très semblable à celle qu'il a décrite pour la taupe; nous ne pourrions, pour ses figures et sa description, que répéter les mêmes critiques que nous avons faites en reproduisant ses figures de la taupe. Nous passerons donc à un autre ordre de faits plus intéressants, et dont au premier abord on saisit moins facilement les homologies avec ce que nous avons vu chez le Murin. Nous voulons parler des recherches de Hubrecht sur divers insectivores, et d'autre part des questions qui se rapportent à ce qu'on désigne sous le nom de *couche de Rauber* chez le Lapin.

a. Le Sorex et le Tupaja d'après Hubrecht. — Les récents travaux de Hubrecht mériteraient de nous arrêter longtemps. Mais comme ils se rapportent à des considérations phylogénétiques sur le développement de l'amnios dans toute la série des vertébrés, considérations que nous espérons avoir ailleurs l'occasion d'exposer et de discuter, nous nous bornerons ici à quelques indications relativement rapides, mais cependant suffisantes pour montrer les rapports probables entre ce que nous avons vu chez le Murin et ce qu'il a décrit chez divers insectivores.

Un premier mémoire de Hubrecht est relatif à la Musaraigne commune (Sorex vulg.) [2]. Il est presque impossible de résumer la description qu'il présente de la formation des feuillets, et nous ne donnerons à cet égard que de très courtes indications, en prenant pour

1. *Op cit.*, 1879.
2. A. W. Hubrecht, *The Development of the Germinal Layers of Sorex vulgaris* (The Quarterly Journal of microscop. Science, 1895, vol. XXXI, part. IV, p. 499).

point de départ sa fig. 6 (fig. XXIII ci-contre). C'est l'un des états les plus jeunes qu'il ait pu examiner. Cet œuf, dit-il (*op. cit.*, p. 503), correspond à l'état bien connu de l'œuf du Lapin, tel qu'il a été décrit par Van Beneden, description reproduite dans tous les ouvrages classiques comme type de l'état primitif du blastocyste des mammifères. Or, si nous comprenons bien les idées de l'auteur, ce blastocyste de la Musaraigne serait formé par une couche ectodermique, sur un point de laquelle serait *interposé* un amas de cellules (*reste vitellin* des auteurs) faisant saillie dans la cavité du blastocyste, et arrivant d'autre part jusqu'à la surface de l'œuf, où cette masse ne serait qu'incomplètement recouverte par des éléments



Fig. XXIII. — Hubrecht (Sorex vulg.), fig. 6. Jeune blastocyste. — Z, zona pellucida; — TR, trophoblaste; — E, masse interne.

appartenant à l'enveloppe ectodermique générale (trophoblaste de l'auteur). Cette masse de cellules contiendrait les éléments formateurs de l'hypoblaste et de l'épiblaste embryonnaire; mais à cette époque primitive il n'y aurait encore aucune distinction entre ce qui doit devenir épiblaste et ce qui sera l'hypoblaste. En un mot c'est la masse interne, le reste vitellin, auquel l'auteur donne le nom de *bouton embryonnaire*, qui formera l'ectoderme de l'embryon et l'endoderme, à peu près comme pour le blastocyste de la Taupe d'après Heape. Pour ces divers détails, la pensée de l'auteur est clairement exprimée dans le passage suivant (p. 505 et suiv.) :

« Pour ce qui est du bouton embryonnaire, il se présente deux questions qui ne sont pas sans importance :

« 1° Y a-t-il quelque indication que des cellules du trophoblaste s'étendent au-dessus du bouton embryonnaire, ou bien qu'elles se soudent seulement avec les bords de celui-ci? La signification de

cette question est évidente si on se souvient que chez le Lapin (Rauber), chez la Taupe (Heape), chez le Hérisson (Hubrecht), peut-être aussi chez la Chauve-Souris et chez d'autres mammifères, on trouve soit des cellules isolées (Deckzellen), soit une couche continue de cellules disposée à la surface extérieure de la formation qui va devenir l'épiblaste embryonnaire. Ces cellules externes et superficielles se fusionnent dans certains cas avec l'épiblaste embryonnaire (Lapin), dans d'autres cas s'en séparent complètement, dans les périodes ultérieures du développement (Hérisson). Chez la Musaraigne j'ai retrouvé des cellules semblables; mais elles ne forment pas une couche continue, comme chez la Taupe et le Hérisson. On les voit au stade didermique. Leur présence à cette époque ne permet guère de douter que dans les premiers stades les cellules du trophoblaste, avec leurs tout petits noyaux, ne s'étendent sur le bouton embryonnaire. Si l'on tient compte de ce que les noyaux du trophoblaste sont au début très éloignés les uns des autres, il n'y a rien d'étonnant à ce qu'on ne puisse pas, tout au début, constater d'une manière indubitable un revêtement trophoblastique à la surface du bouton embryonnaire...

« 2° Y a-t-il entre les cellules qui composent le bouton embryonnaire une différence de volume qui permette déjà à ce stade de distinguer les futures cellules épiblastiques et les futures cellules hypoblastiques; ou bien ces différences de volumes ne sont-elles que des cas individuels et fortuits, sans signification spéciale? Il m'est difficile de répondre à cette question d'une manière générale, car si dans quelques cas je vois des différences de volume entre les cellules, dans d'autres je n'en constate aucune, de sorte que si la réponse était affirmative, il faut ajouter que la possibilité de distinguer les cellules potentiellement hypoblastiques ou épiblastiques est limitée aux tout premiers stades... »

Nous pouvons donc essayer de schématiser l'interprétation de Hubrecht par la figure XXIV en A, où l'on voit une sphère blastodermique composée d'un feuillet ectodermique continu (trophoblaste), et une masse interne homogène, c'est-à-dire dont les cellules ne sont pas encore différenciées en éléments ectodermiques et éléments endodermiques.

Or il nous semble qu'une autre interprétation peut être proposée. En présence de la figure même (fig. XXIII) de Hubrecht, sans parler de ses autres figures que nous ne pouvons pas toutes reproduire

ici, mais qui nous confirment dans notre hypothèse, nous pensons que nous ne sommes pas là en présence d'un blastocyste formé d'une paroi ectodermique partout simple, avec masse interne sur l'un de ses pôles, mais bien d'un blastocyste dont la masse interne s'est déjà étalée en un endoderme qui revêt la face profonde d'un épaississement ectodermique, d'une masse ectodermique qui est le début d'une formation comparable à la masse amniotique du Murin. Le schéma *B* de la figure XXIV, où nous ombrons les éléments endodermiques, fera bien comprendre notre pensée.

Si notre hypothèse était exacte, il en faudrait induire deux choses : d'une part que la production d'une masse ectodermique est

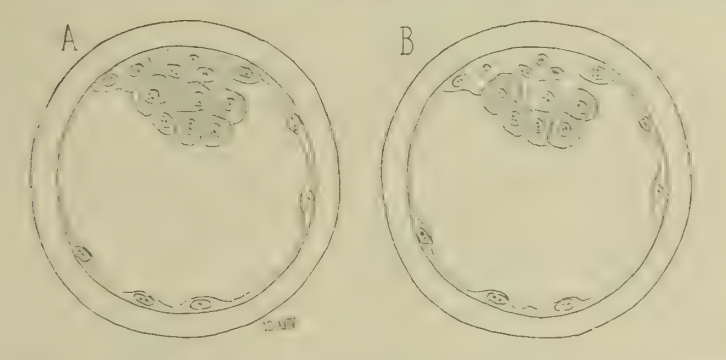


Fig. XXIV. — Reproduction de la fig. XXIII (Hubrecht, fig. 6), avec deux interprétations différentes : en A, celle de Hubrecht; en B, celle que nous proposons.

très précoce, antérieure à l'état didermique de l'ensemble de l'œuf; d'autre part que les éléments endodermiques sont primitivement très peu nombreux (quatre cellules sur la coupe ici représentée) et proviennent d'une masse endodermique primitive (reste vitellin) qui n'était peut-être formée que d'une ou de deux cellules. Or, ces deux suppositions sont extrêmement vraisemblables, la dernière d'après les observations de Selenka, et d'après celles d'Hubrecht, la première d'après les observations mêmes d'Hubrecht que nous allons rapporter.

En effet, disons d'abord que, dans ses études sur l'embryologie des Didelphes[1], Selenka donne un stade où tout le futur endoderme n'est représenté que par une seule grosse cellule occupant

1. Emil Selenka, *Das Opossum* (Studien über Entwickelungsgeschichte der Thiere, IV Heft; 1re partie, Wiesbaden, 1886).

le centre d'un blastocyste formé d'une couche de cellules ectodermiques (*op. cit.*, pl. XVII, fig. 8 et 10). Mais il s'agit là de l'Opossum, et si le fait est déjà intéressant à noter pour rendre notre hypothèse vraisemblable, il est infiniment moins démonstratif que toute autre observation qui se rapporterait à un animal voisin de la Musaraigne, à un insectivore quelconque. Or, c'est précisément Hubrecht qui nous fournit ces observations, d'une part dans son mémoire de 1889, sur le Hérisson, et d'autre part dans une plus récente publication que nous allons analyser. Nous n'insisterons pas sur le blastocyste du Hérisson (voir *op. cit.*, p. 286 et 287 et la fig. 21 de la pl. XVII) où Hubrecht a observé un hypoblaste représenté seulement par à peu près six cellules, et où il n'est pas opposé à l'idée (voir sa page 287) que ces six cellules pourraient avoir pour origine une masse interne représentée, comme chez l'Opossum, par un seul gros élément endodermique. Nous insisterons davantage sur son dernier mémoire, dont nous allons reproduire les principaux passages; et on y verra en effet qu'il a constaté directement, chez un insectivore, l'état initial uni-cellulaire de l'endoderme.

Ce mémoire [1], qui a pour objet principal de très remarquables considérations sur la phylogénie de l'amnios, commence par une étude de la formation des feuillets chez un insectivore des Indes, le *Tupaja javanica*. La description des faits y est donnée d'une manière si concise que nous pouvons la reproduire presque en entier, en l'accompagnant de quelques-unes des figures de l'auteur, reproduites, avec leurs chiffres, dans nos figures XXV à XXVII. « La segmentation de l'œuf arrive bientôt à produire quatre cellules. A partir de cet état, la division cellulaire se poursuit de manière à produire des éléments qui, au lieu de circonscrire une cavité centrale, se disposent *autour d'une cellule centrale unique* (fig. 11; voir fig. XXV, en 11), qui se distingue des périphériques par la manière dont elle se comporte vis-à-vis des réactifs colorants... La multiplication des éléments périphériques et de l'élément central se poursuit et aboutit à la formation d'une morula compacte (fig. 19)... Dans cette morula apparaît une cavité, de telle sorte que la plus grande partie des cellules centrales reste, sur un point, adhérente à la couche des cellules périphériques, tandis que quel-

1. A. W. Hubrecht, *Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes* (Verhandelingen der K. Akad. van Wettenschappen te Amsterdam, 1895).

ques-unes de ces cellules centrales tapissent, à l'état plus ou moins isolé, les autres régions de la couche périphérique (fig. 33)... Le résultat final de ce processus est la production d'une vésicule blastodermique didermique, telle que la montrent les figures 40 et 41... La paroi externe de cette vésicule didermique est le trophoblaste; de la couche interne dérivent des cellules aplaties qui méritent déjà le nom d'hypoblaste, tandis que la région épaissie contient les éléments qui donneront naissance à l'épiblaste et à l'hypoblaste embryonnaire. C'est cette région épaissie que Bonnet

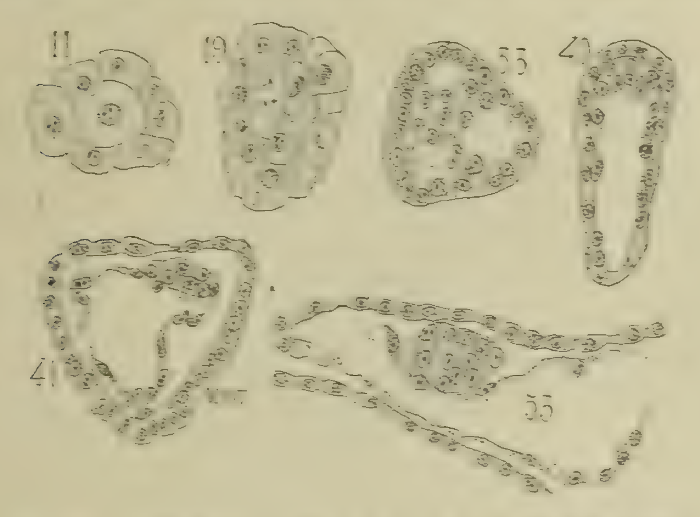


Fig. XXV. — Reproduction des figures 11, 19, 33, 40, 41, 53 de Hubrecht (1895) sur le développement du *Tupaja javanica*.

a nommée *résidu de la segmentation*, Van Beneden *masse endodermique* et Heape *masse interne*. Je l'ai trouvée avec une disposition semblable chez la Musaraigne, dans mon travail antérieur, et je viens de la rencontrer également chez le Tarsius, ainsi que je le publierai dans un prochain mémoire. Chez le Hérisson, le stade le plus jeune qu'il m'ait été donné d'observer montrait déjà cette masse complètement séparée de l'hypoblaste et solidement soudée au trophoblaste. Aussi n'avais-je pas jugé à propos de donner alors un nom spécial à cette masse. Chez le Tupaja, tant que l'hypoblaste ne s'est pas dessiné aux dépens de cette masse, je crois devoir donner à celle-ci le nom de *bouton embryonnaire*... Le bouton embryonnaire compte en épaisseur deux ou trois cellules, cinq ou

six en largeur, et il se continue par ses bords avec l'hypoblaste périphérique. »

Ces dernières lignes nous sont précieuses, puisque l'auteur y reconnaît une homologie complète entre ses observations et celles de Heape. Nous pouvons donc appliquer les mêmes critiques aux deux cas. Nous dirons donc d'abord que dans le dernier stade qui vient d'être figuré (fig. XXV, en 41), l'hypoblaste existe évidemment au-dessous du bouton embryonnaire (voir la fig. 41 où l'auteur en a évidemment représenté deux cellules). Cet hypoblaste est de formation primitive; il résulte de l'étalement des cellules centrales à la face interne de l'un des pôles de la vésicule blastodermique. Ces cellules internes ne donnent que cet hypoblaste, et non le bouton embryonnaire en question. Celui-ci est un épaississement ectodermique, qui fait saillie vers la cavité de l'œuf et qui s'est produit en même temps que l'étalement des cellules internes. On remarquera en effet que sur la figure 41 l'ectoderme (trophoblaste) est remarquablement mince au-dessus de ce bouton; c'est que tout le bouton appartient à cet ectoderme, mais s'en est ici artificiellement séparé. De même pour la figure 40. Ces interprétations deviennent évidentes en comparant ces dispositions avec celles que présente, à ce stade, la vésicule blastodermique du Hérisson, pour laquelle il est impossible de considérer le bouton en question comme autre chose qu'un épaississement ectodermique, et pour laquelle l'existence primitive d'un hypoblaste indépendant, au-dessous du bouton, ne saurait être contestée.

Mais si dans ce bouton embryonnaire nous reconnaissons un épaississement, une masse ectodermique, cette masse a-t-elle quelque analogie avec la masse amniotique du Murin? Cette analogie est évidente, puisque dans les deux cas cette masse se disloque, subit une véritable déhiscence, et s'étale en une lame ectodermique qui correspond à la tache embryonnaire. C'est ce qui va résulter des passages qu'il nous reste à reproduire du mémoire de Hubrecht. On y verra en même temps quelle particulière conception nous présente cet auteur sur la formation d'un hypoblaste central et d'un hypoblaste périphérique (*op. cit.*, p. 7).

« Un important processus qui se produit ensuite est la séparation de l'hypoblaste embryonnaire aux dépens du bouton embryonnaire... On voit bientôt que ce bouton n'est plus en continuité par ses bords avec l'hypoblaste périphérique, mais que cet hypoblaste

forme une vésicule complète (fig. 53; voir fig. XXV), qui passe et se continue directement au-dessous de la face inférieure convexe du bouton. C'est qu'une nouvelle zone d'hypoblaste s'est intercalée dans l'hypoblaste périphérique préexistant, en se détachant de la surface convexe du bouton embryonnaire (fig. 59; fig. XXV)... Dans les stades suivants trois dispositions particulières doivent être signalées. C'est d'abord que l'hypoblaste né du bouton embryonnaire cesse d'être formé de cellules aplaties et devient plus épais que l'hypoblaste périphérique; ses cellules sont en effet à peu près cubiques. En second lieu on voit la couche de trophoblaste, au-

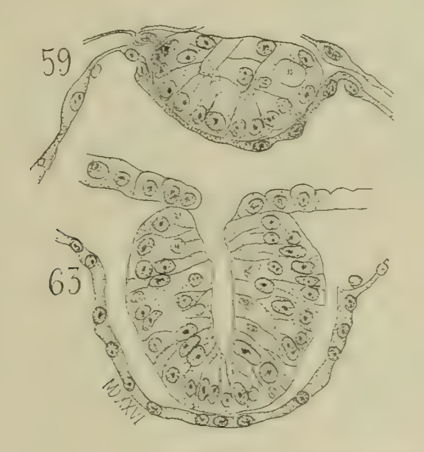


Fig. XXVI. — Suite des figures de Hubrecht (1895).

dessus du bouton embryonnaire, devenir extrêmement mince. En dernier lieu, la portion restante du bouton embryonnaire, c'est-à-dire la masse d'épiblaste formatif ou embryonnaire, subit une sorte de déhiscence par laquelle l'amas cellulaire se transforme en un feuillet cellulaire; en même temps la portion de trophoblaste primitivement située au-dessus du bouton se déchire (fig. 59), et, sur les bords de la déchirure, l'épiblaste formatif se met en continuité avec le trophoblaste périphérique. Ces transformations successives sont représentées dans les figures 63, 65, 69. » (Voir fig. XXVI et XXVII.)

En résumé nous pensons que, pour la Musaraigne comme pour le Tupaja, ce que Hubrecht décrit comme bouton embryonnaire, ne représente pas la masse interne, le résidu vitellin, la masse

endodermique de laquelle naîtraient l'hypoblaste et l'épiblaste définitif. Au-dessous de ce bouton embryonnaire, l'hypoblaste existe déjà, résultant de l'étalement de la masse endodermique primitive, et ce bouton embryonnaire est simplement un épaississement ectodermique, une masse ectodermique homologue de la masse amniotique du Murin. Si nous n'avions comme éléments d'études que, d'une part, les faits de Hubrecht sur la Musaraigne et le Tupaja, et, d'autre part, les faits relatifs au Murin, il serait très difficile de



Fig. XXVII. — Suite et fin des figures reproduites d'après Hubrecht (1895).

faire la comparaison et de tenter les homologies que nous proposons : mais nous avons toute la série des faits intermédiaires du Hérisson et de la Taupe. Hubrecht admet qu'ils sont tous homologues. Ils peuvent donc tous recevoir la même interprétation. Nous avons pu suivre les faits relatifs au Murin de manière à les interpréter nettement. C'est donc d'après eux que nous expliquons ceux observés chez les autres animaux. Bien plus, nous avons les faits de Weysse sur le Porc ; ici la pré-existence de l'endoderme et l'origine ectodermique de l'épaississement embryonnaire ne font pas de doute, tant sont nettes les figures de l'embryologiste américain. Or Hubrecht admet aussi que les dispositions décrites par

Weysse sont de même ordre que celles qu'il a observées chez les insectivores [1].

b. Le blastoderme du Lapin et la couche de Rauber. — Ce n'est pas sans hésitation que nous nous hasardons à aborder ici la question si controversée de la formation des feuillets blastodermiques chez le Lapin, et à chercher une homologie entre la couche de Rauber et les débris de la partie supérieure de la masse amniotique du Murin. Les analogies pourront paraître bien lointaines, entre des formations qui présentent chez un animal plusieurs assises de cellules et se réduisent chez l'autre à quelques éléments clairsemés au-dessus de la tache embryonnaire. Mais cependant ces analogies ont été signalées par les divers auteurs dont nous venons de résumer les travaux sur la Taupe (voir notamment Heape, *op. cit.*, p. 246-247), sur le Hérisson, sur le Porc, etc. Nous sommes donc forcés de les suivre dans ces comparaisons que l'étude du Murin éclaire d'une manière si spéciale. Rappelons donc rapidement ce que c'est que la *couche de Rauber* et quelle importance cette notion a prise dans les études du blastoderme des mammifères.

Nous savons quel fut le résultat des études de Van Beneden [2], en 1875, sur la segmentation et la formation des feuillets chez le Lapin. Les deux premières sphères de segmentation diffèrent l'une de l'autre, et l'une doit être ultérieurement l'origine de tous les éléments ectodermiques, l'autre de tous les éléments endodermiques et mésodermiques. En effet, de l'une de ces premières sphères de segmentation dérive une vésicule blastodermique formée d'une seule couche de cellules ectodermiques, et de l'autre dérive un amas de cellules adhérant sur l'un des points de la face interne de la vésicule précédente. Peu à peu cet amas de cellules s'aplatit et s'étale,

1. Dans une note (*op. cit.*, 1895, p. 16), Hubrecht s'exprime ainsi sur les observations de Weysse : « Le présent paragraphe était déjà rédigé, lorsque je reçois le mémoire de Weysse. De ses figures je crois pouvoir conclure que ses jeunes vésicules blastodermiques de Porc offrent des points de comparaison légitime avec mes observations sur le Tupaja. Ses figures sont très analogues aux miennes, et, quoique son interprétation soit bien singulière, sans doute parce qu'il n'a eu ni des stades assez jeunes, ni des points de comparaison suffisants, ces figures me paraissent faciles à comprendre. Elles correspondent à un stade où la couche trophoblastique commence à disparaître au-dessus de l'épiblaste formatif, et où celui-ci, primitivement enroulé, commence à s'étaler et s'aplatir... » Et il reproduit en effet deux des figures de Weysse, pour montrer combien l'épiblaste formatif et le trophoblaste chez le Porc sont comparables aux mêmes formations chez le Hérisson, la Taupe et le Tupaja.

2. Van Beneden, *la Maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères. — Lapin.* — (Bullet. de l'Acad. de Belgique, déc. 1875 p. 686.)

se divisant en même temps en deux couches, dont l'interne devient l'endoderme, et l'externe le mésoderne, et ainsi se trouve constituée une région tridermique qui correspond à la tache embryonnaire. Cet énoncé, trop concis sans doute, mais qui résume ce qui se trouve aujourd'hui dans tous les traités classiques, est suffisant pour établir le point de départ de la question.

Or, à peu près à la même époque, Rauber [1], étudiant une vésicule blastodermique de lapine mesurant 1,25 millim. de diamètre, reconnaissait également dans la tache embryonnaire un état tridermique, c'est-à-dire la présence de trois feuillets. Le feuillet le plus superficiel était formé de cellules très aplaties, se continuant, à la périphérie de la tache embryonnaire, avec l'ectoderme du reste de l'œuf. Sur une vésicule de 6 millimètres il voyait que cette couche de cellules aplaties avait disparu. Il donnait donc à cette couche le nom de *couche recourrante* (deckschicht) et la considérait comme un feuillet transitoire, caduc, représentant un ectoderme primitif destiné à disparaître. L'ectoderme définitif, formatif, embryonnaire, était représenté par la couche sous-jacente, celle que Van Beneden avait considérée comme un mésoderme. On voit combien cette description a de rapports avec celles de Heape, par exemple, sur la Taupe. On est amené immédiatement à interpréter les faits de Rauber en disant que, d'après lui, le feuillet ectodermique primitif ne contribuerait en rien à la formation de l'embryon: celui-ci proviendrait entièrement de la masse interne (résidu vitellin, masse endodermique) qui se diviserait en endoderme et en ectoderme définitif ou formatif. Cependant ces conclusions, Rauber ne les donnait pas; il se bornait à décrire une tache embryonnaire tridermique, dont le feuillet superficiel se desquamerait pour ainsi dire (*couche de Rauber*), de sorte que le feuillet moyen deviendrait superficiel, et représenterait le véritable ectoderme définitif. Nous ne reproduisons pas la figure donnée par Rauber, puisqu'elle se trouve actuellement dans les traités d'embryologie [2]. En d'autres termes, Rauber et Van Beneden se trouvaient d'accord quant à la présence de trois couches cellulaires; mais ils n'étaient plus d'accord quant à la signification de ces couches, puisque Rauber considérait l'ectoderme de Van Beneden

1. Rauber, *Ueber die erste Entwickelung des Kaninchens* (Sitzungsberichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig, décembre 1875, p. 103).
2. Voir notamment : A. Prenant, *Éléments d'embryologie*, 1892, t. I, p. 142.

comme une couche caduque, desquamante, et assignait par suite la signification d'ectoderme définitif, permanent, à ce que Van Beneden considérait comme un mésoderme.

Van Beneden, qui poursuivait des études sur la fécondation et la segmentation chez la lapine, les interrompit pour reprendre la question des feuillets, vérifier les assertions de Rauber, et pour examiner notamment la question des rapports de la ligne primitive et de l'apparition du mésoderme, question pour laquelle il se trouvait en désaccord avec Kœlliker. Dans son mémoire paru en 1880 [1], il maintient ses premières descriptions et conclusions, basées cette fois sur des faits plus nombreux et plus minutieusement étudiés. Il se refuse à admettre que la tache embryonnaire, après avoir été tridermique, redevienne didermique par disparition de sa couche la plus superficielle (couche de Rauber). « L'insuffisance des observations de Rauber (qui n'a en effet étudié qu'une ou deux vésicules blastodermiques) est, dit-il (*op. cit.*, p. 181), la cause de l'erreur dans laquelle il est tombé, quand il a considéré le feuillet externe de la tache embryonnaire comme étant destiné à disparaître. Il ne connaît aucunement les stades antérieurs, et ses études sur les stades subséquents sont aussi fort incomplètes. L'opinion qu'il exprime quant à la destinée du feuillet externe n'est pas du reste le résultat de l'observation directe ; elle est une conclusion fondée, d'une part, sur une connaissance inexacte des taches embryonnaires plus âgées, auxquelles il attribue à tort une constitution didermique, d'autre part sur la ressemblance qui s'établit entre les cellules du mésoblaste primitif et les cellules épiblastiques, après que celles-ci sont devenues prismatiques, de pavimenteuses qu'elles étaient d'abord. »

Entre temps avaient paru les recherches de Lieberkühn, que nous avons précédemment analysées, sur le blastoderme des mammifères en général et de la Taupe en particulier, et une courte note de Kœlliker sur les feuillets du Lapin [2]. Bientôt ce dernier auteur reprenait la même question dans un mémoire extrêmement détaillé et accompagné de planches très démonstratives [3]. Il arrivait ainsi,

1. E. van Beneden, *la Formation des feuillets chez le Lapin* (Archives de Biologie, I, p. 136, 1880).
2. A. Kœlliker, *Die Entwicklung der Keimblatter des Kaninchens* (Zoolog. Anzgr., 1880 n[os] 61-62).
3. A Kœlliker. *Die Entwicklung der Keimblatter des Kaninchens* (Zeitschrift z. Universit. z. Wurzburg, 1882).

d'une manière irréfutable, aux conclusions suivantes : L'aire embryonnaire du Lapin, au cinquième jour, est formée de trois feuillets : *a*, la couche de Rauber composée de grandes cellules plates nucléées; *b*, une couche intermédiaire de cellules pavimenteuses assez épaisses, qu'il faut, avec Rauber et Lieberkühn, considérer comme l'ectoderme définitif de l'embryon, et qui correspond à ce que Van Beneden considère comme formation mésodermique; *c*, une couche profonde, l'endoderme, formée de larges cellules plates. — La couche de Rauber est une formation caduque qui disparaît et ne prend aucune part à la formation de l'ectoderme définitif; cette couche peut être comparée, comme l'a proposé Rauber, à la couche cornée du blastoderme des vertèbres inférieurs (couche enveloppante de Reichert).

Nous l'avons dit, ces conclusions de Kœlliker sont basées sur des études admirables de précision et de détails, et elles paraissent entièrement irréfutables. Aussi est-ce sans étonnement que l'on vit, bientôt après, Van Beneden en reconnaître le bien fondé, et renoncer, *en partie*, à ses premières interprétations. En effet, en 1884[1], il s'exprime en ces termes (*op. cit.*, p. 399) : « Nous n'hésitons pas à reconnaître pleinement la vérité de la thèse soutenue par Kœlliker, en ce qui concerne l'origine du mésoderme : l'assise moyenne du stade tridermique primitif n'est pas le mésoderme, comme nous l'avons cru d'abord; mais, conformément à l'opinion soutenue par Kœlliker, cette couche est tout entière employée à la formation de l'ectoderme du stade didermique. Comme Kœlliker l'a soutenu dès 1879, le mésoderme n'apparaît que plus tard; il procède de l'épaississement médian de l'ectoderme, qui constitue la première ébauche de la ligne primitive; et c'est à l'extrémité postérieure de l'embryon que le mésoderme apparaît tout d'abord en même temps que la ligne primitive. »

La question semblerait donc définitivement tranchée. Elle ne l'est nullement à notre avis, et toutes ces observations demandent une revision générale. En effet, s'il est bien établi que, avant le stade didermique qui précède l'apparition du mésoderme, la tache embryonnaire est à un état tridermique provisoire, et que, des trois couches alors existantes, la superficielle est une couche caduque

1. E. van Beneden et Ch. Julin, *Recherches sur la formation des annexes fœtales chez les mammifères, lapins et chéiroptères* (Archives de Biologie, t. V, fasc. 3, p. 369; — 1884).

(couche de Rauber) et la moyenne représente l'ectoderme définitif et non le mésoderme, rien n'est établi relativement à l'origine de cette couche moyenne, et quant à ses rapports génétiques avec celles entre lesquelles elle est interposée. Dans son beau mémoire de 1882, Kœlliker n'a pas de faits relatifs à l'origine de cette couche moyenne. Il dit seulement (*op. cit.*, p. 33) que la couche de Rauber doit être une partie de la paroi de la vésicule blastodermique primitive, et que les deux autres couches doivent dériver des sphères du reste vitellin, reste vitellin qui s'aplatit, s'étale et se divise en même temps en deux feuillets. Mais cela, il ne l'a nullement suivi pas à pas; il l'induit seulement, sous l'impression des études de Lieberkühn sur la Taupe. Or, ayant donné nous-même des observations de Lieberkühn une interprétation autre que celle de cet auteur, nous ne pouvons appliquer, pour notre part, avec Kœlliker, cette dernière interprétation au blastoderme de la lapine. En nous basant sur ce que nous revèle l'étude du Murin, nous devons concevoir des explications entièrement différentes. Aussi ne pensons-nous pas non plus que Kœlliker soit autorisé à dire (*op. cit.*, 1882, p. 38) : « Si mes conclusions sont exactes relativement à la signification et à la formation des trois feuillets primitifs du Lapin, il n'est plus possible d'admettre la conception de van Beneden sur la signification des diverses sphères de segmentation, à savoir que très primitivement il y a dès le début des sphères représentant le futur ectoderme, et des sphères représentant le futur endoderme, et qu'il existe à la fin de la segmentation un stade dit *métagastrula* avec un blastopore. Car il résulte de mes observations et de celles de Lieberkühn que l'ectoderme définitif de l'embryon est représenté par l'une des deux couches qui, comme l'ont démontré Lieberkühn et van Beneden lui-même, sont formées par les sphères internes de segmentation, sphères que van Beneden nomme endodermiques. A mon avis le germe, la vésicule blastodermique des mammifères, diffère de toutes les formations blastodermiques connues et ne peut en aucune manière être adaptée à une théorie de la gastrula. »

A notre avis la couche moyenne du stade tridermique en question, couche qui sera bien réellement l'ectoderme définitif de l'embryon, n'a pas l'origine que Kœlliker lui assigne dans les passages précédents. Telle qu'elle a été décrite par Rauber et par Kœlliker, elle est une production de l'ectoderme primitif, qui végète par sa face profonde, et donne ainsi naissance à deux couches, une pro-

fonde persistante, une superficielle caduque (couche de Rauber). La couche profonde serait assimilable au plancher de la masse amniotique du Murin, plancher persistant et représentant un ectoderme définitif et formatif; la couche superficielle (dite de Rauber) est assimilable aux débris du couvercle de la masse amniotique disloquée du Murin, débris caducs et destinés à disparaître. Chez le Lapin, les processus homologues à ceux que nous avons décrits chez le Murin, et que nous avons cherché à retrouver dans les études de Lieberkühn, de Heape, de Weysse, etc., sur la Taupe, le Porc, etc., ces processus seraient réduits au minimum : l'épaississement ectodermique, si puissant chez le Murin, se réduirait à la formation de deux couches; le travail de fissuration et de dislocation, si complexe chez le Murin, la Taupe, etc., se réduirait à une simple exfoliation de la couche superficielle (couche de Rauber).

Mais, d'après Kœlliker, cette couche moyenne, cette couche d'ectoderme définitif, que nous faisons dériver de l'ectoderme primitif, van Beneden lui-même l'aurait vue provenir du clivage de la masse interne (masse endodermique primitive, sphères endodermiques). Nous pensons qu'il y a ici confusion de deux choses bien distinctes. Van Beneden a bien vu et bien figuré une couche de cellules qui se sépare de la masse endodermique et se trouve interposée entre l'ectoderme et l'endoderme en voie de formation ; mais, et c'est ici le point essentiel, dans la description de Van Beneden il s'agit d'autre chose que de la couche moyenne qui sera l'ectoderme définitif. Ce que Van Beneden a décrit et figuré comme couche moyenne, n'est pas, à proprement parler, une couche qui vient de se séparer de la masse interne, c'est une portion de cette masse interne, la portion centrale, qui n'est pas encore arrivée à compléter son étalement et son amincissement, et qui, par suite, sur la partie centrale de la tache embryonnaire, se trouve encore à l'état de superpositions multiples de cellules.

De cette interprétation nous croyons trouver la preuve, d'une part dans nos études sur le Murin, et d'autre part dans les descriptions et figures de van Beneden.

Chez le Murin, n'avons-nous pas trouvé un stade (fig. 36, pl. II) où la masse interne, en voie d'étalement, a formé vers l'équateur de l'œuf un feuillet endodermique d'une seule couche de cellules plates, alors que vers le pôle supérieur cette masse interne, cette

matrice de l'endoderme, est encore formée d'un amas de cellules superposées; mais ces cellules s'étaleront bientôt en se disposant là aussi en une seule couche, comme on le voit dans nos figures 39, 41, etc. Nous avons trouvé de plus une confirmation de ces faits dans l'analyse des descriptions de Frommel.

Or, si nous reprenons avec soin l'étude du mémoire de van Beneden (1880), nous y voyons cet étalement décrit avec grande précision, avec indication des différences qui se présentent sur la portion périphérique et sur la portion centrale de l'endoderme en voie de formation. Seulement, tout à fait vers la période finale de cet étalement, l'auteur a cru voir une nouvelle formation interposée aux deux feuillets primaires, alors qu'il s'agissait seulement d'un état non encore achevé de l'endoderme dans sa partie centrale. En effet, dans son stade V, il décrit et interprète fort exactement les choses. « La portion centrale, dit-il (*op. cit.*, p. 174), du gastrodisque (tache embryonnaire) caractérisée par la présence d'une couche endodermique continue et *composée de plus d'une assise cellulaire*, s'est étendue en surface; dans la partie périphérique du gastrodisque, les cellules endodermiques se sont écartées les unes des autres; elles forment maintenant une couche discontinue. » Puis passant à son stade VI, il décrit, dans la tache embryonnaire, d'abord l'ectoderme et l'endoderme, et puis, au centre de cette tache, des cellules interposées à ces deux feuillets. Pour lui ces cellules seraient la première indication du mésoderme; la chose est insoutenable; il a lui-même renoncé depuis à cette interprétation. Pour Lieberkühn et Kœlliker ces cellules sont les premiers rudiments de l'ectoderme définitif. Pour nous elles ne sont autre chose qu'un reste de la masse interne qui n'a pas été encore incorporé à l'endoderme en voie de formation; elles sont encore cet endoderme que, au stade V (voir la citation ci-dessus), van Beneden décrit comme *composé de plus d'une assise cellulaire*. Voyons en effet la description de ces cellules. « Il existe (*op. cit.*, p. 177) entre les deux épithéliums pavimenteux simples une troisième couche de cellules, dont on aperçoit tout d'abord les noyaux. Chacun de ces noyaux est entouré d'une couche de protoplasma peu étendue. Ce protoplasma est assez granuleux et se colore légèrement en brun par le picrocarminate. Ces cellules à noyaux proportionnellement très volumineux sont serrées les unes contre les autres et forment une couche continue (dans sa figure 8, pl. V, l'auteur les représente cependant

légèrement écartées les unes des autres, et en général globuleuses). Les limites de ces cellules ne se marquent pas du tout par le nitrate d'argent. Il est facile de voir que cette couche de cellules est intermédiaire entre les deux couches de cellules plates, et qu'il existe, par conséquent, dans la tache embryonnaire, trois plans de cellules. L'externe, formé de cellules plates, est l'ectoderme du stade précédent. L'interne, formé lui aussi d'une rangée unique de cellules plates, est l'hypoblaste. Le moyen, constitué par des cellules polyédriques et granuleuses, est le mésoblaste. » Nous répondrons : non, ce n'est pas le mésoblaste, ce sont des restes de la masse interne non encore utilisés pour la formation de l'endoderme, et leurs caractères concordent assez bien avec cette interprétation. C'est encore plus d'après les figures que d'après la description de l'auteur que cette concordance se manifeste, et cela surtout sur les coupes. Van Beneden a en effet figuré (fig. 2, pl. VI) une coupe de cette prétendue région tridermique : ici les caractères de ces cellules sont très nets; elles sont globuleuses, plus ou moins sphériques sur le dessin, et font bien l'impression de restes vitellins non encore différenciés en éléments endodermiques, et van Beneden les caractérise en ces termes (*op. cit.*, p. 180) : « Entre les deux couches de cellules plates, dans toute l'étendue de la tache, il existe une rangée unique de cellules granuleuses à formes variables, plus larges que hautes. Elles aussi ont des noyaux sphériques ou ovalaires, assez brillants, et semblables à ceux des cellules plates de l'hypoblaste. »

L'examen de cette figure 2 (pl. VI) de van Beneden montre qu'évidemment il ne s'agit pas encore, à ce stade, de voir dans cette couche moyenne l'ectoderme définitif de Rauber et de Kœlliker, car les éléments de cet ectoderme, d'après les excellentes figures de ce dernier auteur, ont des caractères et des dispositions bien différentes. Si ces éléments de la couche moyenne ne sont ni du mésoderme, ni de l'ectoderme définitif, nous ne voyons pas d'autre interprétation à en faire, que de les considérer comme des derniers restes vitellins non incorporés encore à l'endoderme. Mais ce n'est pas par des raisonnements purs, par des dilemmes que se font les démonstrations en embryologie. Il faut une constatation directe; il faudrait au moins avoir entrevu l'incorporation ultérieure de ces cellules à l'endoderme sous-jacent et leur disparition graduelle. Or nous disons hardiment que van Beneden a vu et cette

disparition (ou au moins la réduction graduelle de ces éléments) et entrevu cette incorporation.

Pour le premier point, disparition ou diminution graduelle de ces éléments, van Beneden constate (*op. cit.*, p. 190) que son prétendu mésoblaste, qui au début existait entre l'épiblaste et l'hypoblaste dans toute l'étendue de la tache, fait bientôt défaut dans une grande partie de son étendue... « Il faut admettre, dit-il, que le mésoblaste est refoulé dans la partie postérieure et sur les côtés de la tache embryonnaire. » Mais cette explication ne lui paraît pas suffisante, et aussitôt il en émet une autre, qui est purement et simplement la seconde des hypothèses que nous avons ci-dessus formulée, à savoir l'incorporation de ces cellules de la couche moyenne à l'hypoblaste déjà différencié au-dessous d'elles. « Ou bien, dit-il (p. 191), il s'opère une fusion entre le mésoblaste et l'hypoblaste dans la région circulaire, cette fusion s'opérant de telle manière que *les cellules du feuillet moyen viendraient individuellement* s'interposer entre celles du feuillet interne. Ce fait n'aurait rien d'étonnant, si l'on se rappelle l'identité d'origine de ces deux couches cellulaires. »

Ainsi nous pensons d'une part que la couche moyenne, celle que van Beneden appelait mésoderme, n'est autre chose qu'un reste de la masse interne en train de servir à la formation de l'endoderme et que par suite cette couche moyenne de van Beneden est tout autre chose que la couche moyenne de Kœlliker, Rauber, etc., laquelle est bien réellement de l'ectoderme, l'ectoderme définitif. Mais d'autre part, contrairement à Kœlliker et à Rauber, nous pensons que cet ectoderme embryonnaire définitif, qui apparaîtra plus tard, ne dérivera pas de la masse interne, mais bien de l'ectoderme primitif par la face profonde duquel il sera produit. Or, pour ce second point, nous trouvons encore dans van Beneden une indication qui nous paraît confirmative, car elle montre les étroites dépendances entre la couche de Rauber et l'ectoderme définitif. En effet, van Beneden dit qu'il ne saurait se rallier « à l'opinion de Rauber et de Kœlliker en ce qui concerne la disparition de l'assise externe primitive, car il possède de nombreuses séries de coupes démontrant clairement que *ces cellules interviennent dans la formation de l'ectoderme définitif*[1] ». Mais cependant Kœlliker a

1. Van Beneden et Ch. Julin, *Annexes fœtales, etc.*, p. 396.

démontré avec la dernière évidence (*op. cit.*, 1882) la disparition de la couche de Rauber, et en a étudié avec soin le processus (fragmentation des cellules en petites plaquettes dépourvues de noyau, etc.). Si donc cette couche est bien réellement caduque, et si cependant on a cru la voir s'incorporer à l'ectoderme définitif, c'est qu'en réalité les images qui ont donné cette impression se rapportaient non à une incorporation de la couche de Rauber dans l'ectoderme définitif, mais à une dérivation de cet ectoderme définitif aux dépens de l'ectoderme primitif qui n'est autre chose que la couche de Rauber, c'est-à-dire que ces images représentaient, selon l'expression même ci-dessus rapportée de van Beneden, l'*ectoderme primitif intervenant dans la formation de l'ectoderme définitif*[1].

Pour résumer cette longue étude critique, et préciser nos interprétations, nous pouvons dire que, dans la formation du blastoderme de la région embryonnaire du Lapin, plusieurs stades distincts se succèdent rapidement, et sur des vésicules que ni leur âge, ni leur volume ne permettent de rigoureusement sérier, de sorte que ces stades ont pu être confondus, et que la discordance des opinions émises s'explique en partie, parce que les divers auteurs croyaient parler d'un même stade alors qu'ils avaient réellement en vue des stades différents, des faits autres. Ces stades seraient les suivants en partant de la fin de la segmentation.

Stade I. — Stade d'une vésicule blastodermique monodermique, formée d'une paroi ectodermique à une seule couche de cellules, avec un gros reste vitellin au pôle supérieur de la face interne de cette vésicule ectodermique. La région embryonnaire est alors formée par cet ectoderme primitif et par la masse endodermique sous-jacente. Sur ce stade tous les auteurs sont d'accord.

Stade II. — Stade semblable encore au précédent, si ce n'est que la masse endodermique s'est étalée périphériquement en un endoderme d'une seule rangée de cellules plates, alors que, en son centre, elle est encore formée de plusieurs couches, l'une inférieure de cellules endodermiques plates, l'autre de cellules encore indiffé-

1. Pour le sort ultérieur de la couche de Rauber, nous trouvons les mêmes variantes d'interprétation que nous avons signalées précédemment pour la Taupe, à propos du toit de la cavité secondaire de Heape. Les uns admettent une exfoliation, ou une disparition complète, par un procédé quelconque, des cellules de la couche de Rauber; les autres pensent qu'elles sont incorporées dans l'ectoderme définitif (voir Balfour, *Traité d'embryologie comparée*, Trad. fr., Paris, 1885, t. II, p. 202).

rentes, mais destinées à s'incorporer graduellement dans l'endoderme sous-jacent. Alors la région embryonnaire peut paraître tridermique, par l'interposition de ces cellules entre l'ectoderme primitif et l'endoderme déjà formé. Cette couche moyenne de cellules est ce que van Beneden avait regardé comme un mésoderme. Nous voyons que ce n'est pas un mésoderme, mais que ce n'est pas non plus l'ectoderme définitif (voir stade IV). Ceci est donc le stade particulièrement étudié et figuré par van Beneden; mais ce n'est pas le stade étudié par Kœlliker et Rauber. La divergence des opinions et les différences des deux descriptions s'expliquent parce que les deux ordres d'auteurs ont eu sous les yeux des choses différentes.

Stade III. — Stade où le reste vitellin, la masse endodermique a fini de s'étaler entièrement en un endoderme d'une seule couche de cellules, doublant la paroi ectodermique primitive. Alors la vésicule blastodermique est didermique dans la région embryonnaire. Ce *stade didermique primitif* n'a été observé par aucun auteur. Ce que nous avons vu pour le Murin, et la nécessité de la succession des transformations, nous amènent à l'admettre hypothétiquement pour le Lapin. Sans doute ce stade est-il chez le Lapin très court, très fugace, et plus ou moins voilé par empiétement, sur lui, de celui qui le précède et de celui qui le suit. Il est au contraire net et isolé chez le Murin.

Stade IV. — Stade où l'ectoderme primitif donne naissance par sa face profonde à l'ectoderme définitif. Alors, la région de la tache embryonnaire est tridermique, sa couche externe étant représentée par l'ectoderme primitif (couche de Rauber), sa couche moyenne par l'ectoderme définitif, et sa couche profonde par l'endoderme. Ceci est le stade étudié par Rauber et par Kœlliker. Ce n'est pas le stade étudié par van Beneden; la couche moyenne ici présente est bien l'ectoderme définitif et non le prétendu mésoderme.

Stade V. — Stade semblable au précédent, avec cette seule différence que la couche de Rauber a disparu. La région embryonnaire est donc redevenue didermique. Ce *stade didermique secondaire* est celui étudié par Kœlliker; il est le véritable stade didermique de l'embryologie comparée, c'est-à-dire celui qui précède l'apparition du mésoderme.

Stade VI. — Stade où apparaît le mésoderme, entre l'ectoderme

et l'endoderme du stade précédent. Ceci est le stade tridermique classique, où la région embryonnaire possède ses trois feuillets définitifs et classiques, l'ectoderme, le mésoderme et l'endoderme. Il ne saurait être confondu avec les deux stades prétendus tridermiques, énumérés ci-dessus en second et quatrième rangs, stades où on trouve interposées, entre l'ectoderme primitif et l'endoderme, des formations qui sont tout autre chose que le mésoderme (restes vitellins dans un cas, ectoderme définitif dans l'autre).

Nous ne saurions nous dissimuler que bien des points sont hypothétiques dans cette tentative de sériation des stades de la formation des feuillets chez le Lapin. Cette tentative n'aurait même pas de raison d'être si nous n'avions pour guide la série des stades observés chez le Murin. Évidemment de nouvelles observations directes seraient nécessaires sur le Lapin, en prenant pour point de départ les hypothèses précédentes, c'est-à-dire un ordre d'idées tout différent de celui qui a présidé jusqu'à présent aux recherches de ce genre, et on sait combien, dans ces difficiles questions d'embryologie, les idées a priori ont d'influence sur l'interprétation des faits. Un fait bien établi chez un animal permet de comprendre chez un autre animal des dispositions qui sans cela resteraient énigmatiques : c'est ce qui a eu lieu pour chaque détail de l'histoire de la gastrula. Un travail de revision vient cependant de paraître sur le développement du blastoderme du Lapin [1], mais l'auteur paraît avoir pris comme base indiscutable les données de Lieberkühn et Kœlliker sur l'origine de l'ectoderme définitif, et il se préoccupe moins de les contrôler que de les expliquer par les conditions mécaniques que crée la présence d'une épaisse couche d'albumine autour de l'œuf. Ces recherches de R. Assheton sont cependant très remarquables et très complètes, mais nous paraissent présenter une lacune précisément dans les stades qui nous intéresseraient le plus. Il a fort exactement étudié la segmentation. Il constate une différence de volume, très peu accentuée, entre les deux premiers segments (*op. cit.*, p. 116); tandis que, d'après van Beneden, c'est la sphère de segmentation la plus grosse qui donne naissance à des cellules filles à division plus rapide, il a vu au contraire la division se produire plus vite dans le plus petit des segments primaires et dans ses descendants, etc., etc. Il décrit le stade que van Beneden

1. Richard Assheton, *A Re-investigation into the early stages of the Development of Rabbit* (Quarterly Journal of microscop. Science, Déc. 1894, vol. 37, Prt. 2).

désigne sous le nom de métagastrula, mais tout en figurant une vésicule creuse avec masse interne sur l'un de ses pôles, il n'admet pas pour cette masse la signification de cellules endodermiques, ni pour la paroi de la vésicule celle d'éléments ectodermiques. Passant alors à l'aplatissement et à l'étalement de la masse interne, il donne des figures (26 et 27 de sa pl. 16) où cette masse est informe, sans limites nettes des cellules ; il s'agit là certainement de préparations défectueuses et desquelles il est difficile de tirer une conclusion. Enfin lorsque arrive l'achèvement de cet étalement, lorsque nous voudrions trouver des éléments de critique pour les stades que nous avons précédemment désignés par les chiffres III et IV, nous sommes en présence d'une énorme lacune, puisque sa figure 29 est d'une vésicule âgée de 103 heures, et que de là il saute à des figures (30, 34, 35) de vésicules âgées de 140 à 125 heures. Il y a donc là un vide de 24 heures en moyenne, alors que ses stades précédents sont assez régulièrement espacés de 6 à 6 heures en moyenne. Aussi avons-nous cherché en vain dans ces observations des éléments capables de confirmer ou de combattre notre manière de voir.

5° *Résumé général et conclusion.*

Nous avons étudié la masse amniotique du Murin et nous l'avons comparée à diverses formations analogues constatées chez divers mammifères. Cette comparaison peut conduire à différentes interprétations.

1° Ou bien on peut admettre qu'il s'agit là d'un seul et même processus, celui de la formation de l'amnios, ou tout au moins de processus qui dérivent d'un mode particulier de production de l'amnios par une masse ectodermique pleine. C'est l'interprétation que nous avons développée à plusieurs reprises dans les pages qui précèdent. Chez le Murin et chez le Hérisson, l'amnios se produit par une masse pleine qui se creuse. Chez le Hérisson, le couvercle de la cavité ainsi produite persiste et constitue l'amnios (lame ectodermique de l'amnios); chez le Murin, le couvercle de cette cavité se disloque, se réduit en fragments qui sont résorbés, et alors ce sont les bords du plancher de la cavité qui se recourbent en plis amniotiques, lesquels, en marchant à la rencontre l'un de l'autre, effectuent l'occlusion de la cavité amniotique. Chez les animaux comme la Taupe et le Porc, pour ne rappeler que ces exemples, le processus est le même, seulement la formation des plis amniotiques est plus

tardive, de sorte que leur apparition est sans rapport apparent avec l'épaississement ectodermique qui les précède, et avec l'exfoliation de la couche superficielle de cet épaississement (couche de Rauber du Lapin).

Comme corollaire de cette interprétation, il faut alors admettre que les animaux, qui présentent un épaississement ectodermique dont la couche superficielle s'exfolie, dérivent d'animaux chez lesquels la production de l'amnios se faisait par une masse ectodermique primitivement pleine et compacte et se creusant ultérieurement. Les processus constatés chez la Taupe et le Porc seraient des formes de retour de ce mode de formation massive de l'amnios vers le mode classique par plicature de l'ectoderme, tel qu'on le connaît chez les reptiles et les oiseaux. Cela ne veut pas dire que les animaux (Taupe et Porc) chez lesquels on constate ce mode de retour dériveraient de ceux chez lesquels on trouve actuellement la formation massive (Hérisson, Murin), mais que les premiers ont eu des ancêtres présentant cette formation massive comme la présentent actuellement les seconds. En un mot la formation massive de l'amnios serait une adaptation particulière qui peut se rencontrer dans divers ordres de mammifères, et, dans un même ordre, pourrait exister ou avoir existé le mode de formation connu chez les reptiles et oiseaux, le passage à la formation massive, et enfin le retour au premier mode, de même que dans le seul ordre des rongeurs on trouve des espèces à feuillets non inversés, des espèces à feuillets inversés, et des espèces présentant des dispositions de passage (voir *le Placenta des rongeurs*, 2e partie, p. 229 et 264). Ce rapprochement est d'autant plus significatif que l'inversion des feuillets et la formation amniotique massive sont peut-être une seule et même chose, ou au moins des processus le plus souvent intimement reliés entre eux.

A quelle condition la formation amniotique massive serait-elle une adaptation? Sans développer ici cette question, nous dirons que cette condition est, comme pour l'inversion, d'après Selenka [1], l'adhérence précoce de la vésicule blastodermique à la paroi utérine, et nous ajouterons que cette adhérence précoce est déterminée par l'étroitesse de cette cavité utérine et le très petit volume de l'œuf à ce moment de sa fixation. Ce sont des considérations que nous nous réservons de développer ultérieurement, les très nombreux travaux

1. E. Selenka, *Stud. über Entwicklung.*, V, p. 214 et 217.

parus dans ces dernières années sur la formation de l'amnios demandant à être examinés dans une vue d'ensemble. A cet égard W. Hubrecht[1] vient de publier un mémoire éminemment suggestif; mais tandis qu'il recherche l'origine phylogénétique de l'amnios dans la série des vertébrés, et arrive ainsi à des idées singulièrement subversives sur la parenté des mammifères avec les autres vertébrés, les considérations que nous venons d'indiquer (adaptation en rapport avec le petit volume de l'œuf et de la cavité utérine) se rapportent uniquement aux mammifères eux-mêmes, et n'ont même pour objet que de chercher à expliquer comment, dans un même ordre de mammifères, ont pu se produire des modes si divers de formation de l'amnios. La suite de nos études sur les chéiroptères doit nous fournir des éléments pour cette recherche; nous devons notamment étudier sur le Murin la formation de ce que van Beneden a appelé le proamnios.

2° Ou bien le processus d'épaississement ectodermique avec exfoliation de la couche superficielle et la formation de l'amnios sont choses indépendantes, sans rapport l'une avec l'autre, mais qui se trouvent, pour ainsi dire par hasard, réunies et confondues chez le Murin, par suite d'une condensation spéciale des actes de développement.

3° Dans ce dernier cas, l'exfoliation de la couche superficielle de l'épaississement ectodermique représenterait simplement le départ d'une couche protectrice : l'ectoderme se serait divisé, dans la région embryonnaire de l'œuf, en une couche profonde formative et en une couche superficielle protectrice, et cette dernière n'a plus de raison d'être lorsque se forme l'amnios; elle s'exfolie, ou s'incorpore de nouveau au germe, au moins en partie d'après divers auteurs (Weysse, Balfour, etc.).

Quelle que soit, parmi ces interprétations, celle qui pourra être admise, dans tous les cas, et ceci est la plus importante de nos conclusions, dans tous les cas *l'ectoderme formatif*, *définitif*, *dérive de l'ectoderme primitif et non du reste vitellin ou masse interne*, *cette masse interne* (masse endodermique) *étant destinée à donner uniquement l'endoderme* (d'où dérivera plus tard le mésoderme).

Cette dernière conclusion justifie ce que nous avons annoncé dès le début de ce mémoire, après avoir étudié la segmentation chez le

1. A.-W. Hubrecht, *Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes* (Verhandelingen d. k. Ak. te Amsterdam, 1895).

Murin, à savoir que nous reprenions la théorie de la *métagastrula*, abandonnée par son auteur même, van Beneden. — Chercher la formation de la gastrula d'un animal, c'est étudier le mode de formation de son ectoderme et de son endoderme. Dès que ces deux feuillets existent, la gastrula est constituée. Que la formation du mésoderme et de la corde dorsale aient des rapports avec la gastrulation, cela est certain, mais très variable selon les espèces animales. Nous étudierons l'origine de la corde dorsale chez le Murin, et

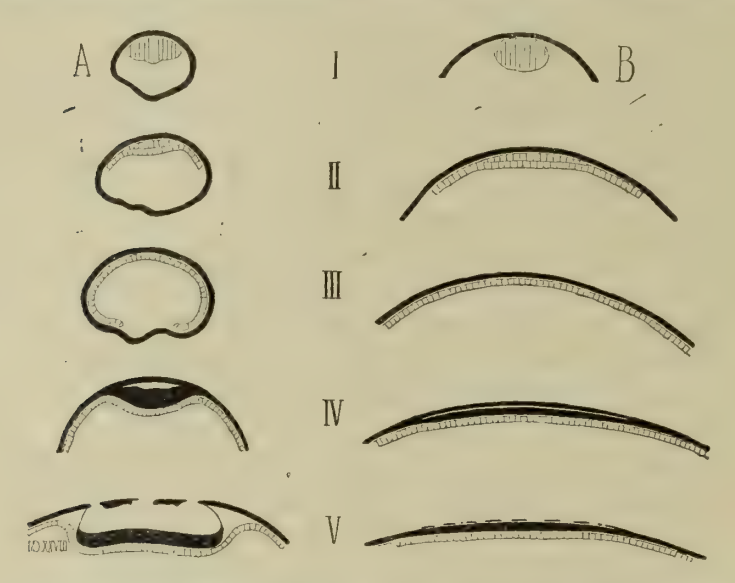


Fig. XXVIII. — Schéma récapitulatif des stades de formation du blastoderme de la région embryonnaire sur l'œuf du murin (A) et sur celui de la lapine (B). Ce schéma résume nos conclusions. — Voir le texte (page suivante).

verrons que chez lui elle est indépendante de la gastrulation. Nous nous en tenons donc à la définition rigoureuse de la gastrula, c'est-à-dire à l'étude de l'origine des deux feuillets primaires, ectoderme et endoderme.

Van Beneden avait merveilleusement, dans sa métagastrula, tracé l'histoire de ces deux feuillets primaires chez le Lapin et chez les chéiroptères. Il a été amené à abandonner sa conception première sous l'influence des travaux de Rauber et de Kœlliker. Nous avons montré comment sa métagastrula était cependant toujours valable pour le Murin ; nous avons essayé de lui restituer sa valeur pour le Lapin, en faisant une étude critique de la couche de Rauber et de

l'ectoderme formatif, et cette étude a eu pour base la recherche d'un parallélisme à établir entre les faits sériés que nous avons observés chez le Murin, et les faits jusqu'à présent mal coordonnés, à notre avis, décrits par les divers auteurs, dont et surtout van Beneden, chez le Lapin. Nous ne saurions donc mieux terminer cette étude que par un schéma représentant ce parallélisme, et par suite figurant les stades que nous avons cherché à établir dans l'ontogénie du Lapin (ci-dessus, stades I à V).

Ce schéma (fig. XXVIII) représente les cinq stades que nous avons cherché à établir pour le développement du blastoderme de la région embryonnaire du Lapin, stades mis en parallèle avec ceux que nous avons directement observés chez le Murin. Dans la rangée verticale A est le développement du Murin; dans la rangée verticale B, est le développement du Lapin. Lapin et Murin sont les termes extrêmes des séries de mammifères que nous avons passées en revues (Taupe, Musaraigne, Hérisson, Porc) et qu'il serait facile d'intercaler ici en rangées verticales intermédiaires; mais il nous suffit de représenter les deux extrêmes. Enfin, comme explication de ce tableau de schémas récapitulatifs, nous rappellerons seulement que: en I est le stade de la vésicule blastodermique monodermique avec un gros reste vitellin; en II le stade d'étalement encore incomplet de ce reste vitellin (prétendu stade tridermique de van Beneden); en III le stade d'achèvement de l'endoderme par l'étalement complet du reste vitellin (le stade didermique primitif); en IV le stade de la couche de Rauber, stade en apparence tridermique, mais ne présentant en réalité que deux feuillets, l'endoderme d'une part, et d'autre part l'ectoderme divisé en deux couches; en V le stade d'élimination de la couche de Rauber (stade didermique secondaire). Nous n'avons pas représenté le stade VI, où, par production du mésoderme, le blastoderme devient tridermique (seul et véritable stade tridermique).

CHAPITRE V

FERMETURE DE L'AMNIOS, APPARITION DE L'ALLANTOÏDE ET FORMATION DU PLASMODE ECTOPLACENTAIRE.

Dans ces coupures artificielles, nécessaires pour exposer méthodiquement les faits, nous donnons au présent chapitre un titre se rapportant aux phénomènes qui se passent dans les annexes (amnios, allantoïde, formation placentaire), ainsi que nous l'avons fait déjà précédemment. Ce sont en effet les annexes embryonnaires que nous nous proposons d'étudier avec le plus de détails. Nous verrons cependant que pendant ce stade d'occlusion de l'amnios et d'apparition de l'allantoïde, le corps de l'embryon se délimite nettement, ses extrémités céphalique et caudale se caractérisent, le cœur apparaît, le mésoderme s'achève et se clive pour former le cœlome, etc.

Parmi les très nombreux processus à étudier, nous commencerons par la formation du plasmode ectoplacentaire et nous lui consacrerons le premier paragraphe du présent chapitre ; d'abord parce qu'ainsi nous aurons immédiatement la suite des faits exposés dans le dernier paragraphe du chapitre III ; puis parce que cette formation est assez simple, et reproduit, au moins en grande partie, des transformations déjà connues chez les Rongeurs et les Carnassiers ; enfin parce que nous avons besoin de connaître ce que ces processus ont de particulier chez le Murin pour pouvoir comprendre ensuite ce qui se passe au niveau de la région de l'occlusion de l'amnios. D'autre part, cette étude de la formation du plasmode ectoplacentaire n'exige pas une sériation minutieuse des pièces ; c'est pourquoi nous ne ferons cette sériation qu'à propos des processus plus complexes qui seront étudiés dans le second paragraphe.

1° *Formation du plasmode ectoplacentaire.*

Sous le titre de *fixation de l'œuf* (chap III, paragr. 6) nous avons vu comment, dans l'hémisphère supérieur de l'œuf, en dehors de la région amniotique, c'est-à-dire dans la zone dite *anneau placentaire* par Van Beneden, l'ectoderme, d'abord attaché à la muqueuse utérine par simple contiguïté intime de tissus, s'implante graduellement dans le terrain maternel par le fait d'épaississements locaux, de poussées ectodermiques (fig. 83, 88, pl. III), poussées que nous avons même déjà vues prendre des caractères plasmodiaux plus ou moins accentués (fig. 90). En même temps nous avions constaté, du côté de la muqueuse utérine, après disparition de son épithélium, une multiplication des capillaires (fig. 88), dont les uns demeurent formés par un endothélium à peu près normal, tandis que les autres (les plus profonds, les plus éloignés de l'ectoderme) étaient caractérisés par une hypertrophie de leurs cellules endothéliales et acquéraient ainsi une épaisse paroi protoplasmique semée de noyaux (fig. 89).

Ce sont ces deux phénomènes, transformation de l'ectoderme de l'œuf et modification des capillaires de l'utérus, que nous allons voir se prononcer de plus en plus dans le présent stade.

Ce stade commence avec la figure 98 (pl. IV), laquelle appartient à un Murin que nous étudierons plus loin sous le nom de pièce *m*. La figure 99 représente l'état de l'ectoderme et des capillaires de la muqueuse utérine de cette pièce *m*, à un grossissement de 400 fois environ. De droite à gauche, c'est-à-dire de la surface vers la profondeur, les parties se présentent dans l'ordre et avec les dispositions suivantes :

D'abord, en E, l'ectoderme de l'œuf formé de plusieurs couches de cellules, à savoir : premièrement une couche basale d'éléments à peu près cylindriques, se colorant fortement par le carmin aluné aussi bien que par l'hématoxyline (couche dite *cytoblaste* par Van Beneden) ; secondement une couche de transition dont les caractères sont intermédiaires entre ceux de la précédente et ceux de la suivante ; enfin et en troisième lieu, une couche *plasmodiale* (plasmodiblaste de Van Beneden), non encore continue, mais représentée surtout par des poussées plasmodiales qui s'insinuent entre les capillaires maternels les plus superficiels.

Vient ensuite la zone de la muqueuse riche en capillaires néoformés, et on peut distinguer dans ces capillaires trois types

successivement disposés en allant de la superficie à la profondeur de la muqueuse, à savoir : premièrement (en 1, 1, fig. 99) les capillaires en contact avec l'ectoderme et plus ou moins enveloppés par les poussées plasmodiales de celui-ci ; nous les nommerons *capillaires intraplasmodiaux*, ou *vaisseaux intraplasmodiaux*, parce que leur destinée est d'être entièrement englobés dans le plasmode placentaire ; ces capillaires sont formés de cellules endothéliales très légèrement hypertrophiées, mais bien distinctes les unes des autres, à peu près normales en somme ; secondement (en 2, 2, fig. 99) des capillaires à cellules endothéliales très hypertrophiées, tendant à se fusionner en une paroi plasmodiale semée de noyaux (voir les stades ultérieurs) ; nous les nommerons *capillaires* ou *vaisseaux épiplasmodiaux*, parce que leur destinée ultérieure est de demeurer à la surface du plasmode placentaire et d'y former une couche de plus en plus différenciée ; enfin troisièmement (en 3, fig. 99) on trouve des capillaires situés dans une couche plus profonde de la muqueuse, et dont la constitution est entièrement normale (minces cellules endothéliales avec noyaux d'aspect plus ou moins fusiforme sur les coupes) ; nous ne donnerons pas de nom spécial à ces capillaires, au moins pour le moment, car ce n'est pas leur assigner une dénomination spéciale que de les désigner sous le terme de *capillaires normaux*. On voit, sur la figure 99, l'un de ces capillaires (un seul est présent sur cette préparation, car en effet ces capillaires sont infiniment moins nombreux que les autres) se continuer avec un capillaire épiplasmodial. Nous devons dire en effet, dès maintenant, et nous montrerons plus tard que, les capillaires intraplasmodiaux étant les voies de circulation du sang maternel dans l'ectoplacenta, les capillaires épiplasmodiaux en sont les voies efférentes et se continuent avec les capillaires normaux sus-indiqués (en 3), lesquels sont les origines des veines utérines. Restera donc à déterminer quelles sont les voies afférentes, ce que nous ne pourrons faire que beaucoup plus tard, alors que la formation placentaire sera très développée et sa circulation bien typiquement coordonnée.

Enfin, pour achever l'étude de la figure 99, nous avons, à l'extrémité gauche de cette figure, la partie profonde de la muqueuse, partie dans laquelle on trouve ce qui reste des glandes utérines, plus ou moins abondantes selon les régions. Cette partie profonde de la muqueuse est caractérisée déjà par un aspect et

une constitution particuliers ; elle est formée de cellules conjonctives fusiformes, très tassées les unes contre les autres, dont les noyaux se colorent fortement ; elle a donc un aspect foncé et compact, dont l'uniformité n'est interrompue que par la présence des tubes glandulaires. Nous lui donnerons le nom de *couche compacte de la muqueuse utérine*, pour la distinguer de la couche plus interne qui renferme les capillaires normaux et les *capillaires épiplasmodiaux*, laquelle couche, formée de cellules conjonctives étoilées, assez distantes les unes des autres, peu colorées, se présente comme une zone claire, de plus en plus distincte (voir la fig. 114), et prendra par suite le nom de *couche claire* de la muqueuse utérine.

Par l'étude de cette figure 99 nous venons de prendre pour ainsi dire possession des parties essentielles dans le développement du placenta et d'en établir la nomenclature. Il est remarquable, et au premier abord désagréable de voir que, à chaque nouveau type de placenta, il devienne nécessaire de faire usage de nouvelles dénominations ; c'est que, quoique les placentas que nous avons étudiés jusqu'ici soient, d'une manière générale, constitués par des formations semblables, ces formations prennent des aspects et des dispositions très différents selon les cas. A cet égard, nous devons signaler spécialement ici les capillaires maternels du placenta. Ils ne se réduisent pas dès le début à l'état de lacunes creusées en plein plasmode, comme chez les Rongeurs, et par suite ne peuvent porter le nom de *lacunes sanguimaternelles* que nous avons dû employer pour le placenta du Lapin, du Rat, de la Souris et du Cochon d'Inde. Chez le Murin, quoique enveloppés par le plasmode, ces capillaires conservent leur paroi propre endothéliale ; ils forment donc, avec les éléments ectodermiques de l'œuf, une sorte d'*angioplasmode* analogue à celui des Carnassiers ; mais si cette dernière dénomination convient au début de la formation du placenta du Murin, elle ne conviendrait plus pour son placenta achevé, car cette paroi endothéliale doit disparaître ultérieurement, tardivement il est vrai, et alors c'est l'expression de lacunes sanguimaternelles qui deviendra exacte à son tour, pour le Murin comme pour les Rongeurs. De plus, dans l'évolution du placenta du Murin, une chose spéciale est la structure et le sort ultérieur des divers ordres ou zones de capillaires ; c'est pour nous mettre en état de suivre cette évolution que nous avons dû insister

sur la distinction de *capillaires intraplasmodiaux* et de *capillaires épiplasmodiaux*. Cette nomenclature, qui sera de plus en plus justifiée par la suite, aura encore l'avantage de nous faciliter la critique de travaux où les parties ont été mal interprétées, le grand développement des capillaires épiplasmodiaux ayant amené certains auteurs à confondre la paroi plasmodiale de ces capillaires avec le plasmode ectoplacentaire proprement dit, ou du moins à rechercher dans le premier l'origine du second.

Cette nomenclature et ces distinctions étant bien établies dès l'état représenté par la figure 99, l'étude de l'évolution ultérieure du placenta va nous être très facile, car elle consistera à voir s'accentuer de plus en plus les caractères spéciaux des couches que nous venons d'établir.

La figure 110 (pl. IV) est d'un Murin, qui sera plus loin décrit et mis en série sous le nom de pièce *n* (voir la fig. 103), c'est-à-dire qu'il s'agit ici d'un sujet présentant déjà un bourgeon allantoïdien bien saillant dans le cœlome creusé à la région postérieure du mésoderme (fig. 103). L'état actuel des parties placentaires sera caractérisé en peu de mots : le fait le plus frappant est le très grand développement des *capillaires épiplasmodiaux* (2, 2), qui forment maintenant une couche bien distincte ; nous les verrons acquérir ultérieurement des parois protoplasmiques plus épaisses, semées de plus nombreux noyaux, mais rarement nous trouverons ces capillaires aussi serrés et agglomérés en une couche spéciale que dans cette pièce particulièrement favorable pour cette étude. En dedans et en dehors de ces capillaires épiplasmodiaux, sont d'une part les capillaires intraplasmodiaux (en 1, 1), qui commencent en effet à être entièrement enveloppés par le plasmode ectoplacentaire, et d'autre part les capillaires normaux de la muqueuse utérine (en 3, 3), lesquels sont vus ici dans leurs trajets de la couche claire (4) à la couche compacte (5) de la muqueuse. Tel est l'état des parties d'origine maternelle. Quant à l'ectoderme de l'œuf il présente ici une couche basale (cytoblaste) très nette (en C), doublée d'une épaisse formation plasmodiale (en P), presque sans interposition de couche intermédiaire. C'est qu'en effet le développement de cette dernière couche est variable selon les sujets, et surtout, nous allons le voir, selon les points considérés.

Avec la figure 114 (pl. IV) nous trouvons la formation placentaire arrivée à ce que nous pouvons appeler l'état caractéristique du stade

correspondant au présent chapitre; aussi avons-nous représenté toute l'épaisseur de la paroi utérine avec l'ectoplacenta qu'elle porte. Cette figure 114 est de l'utérus dont une coupe d'ensemble est reproduite dans la figure 111, c'est-à-dire appartient à un Murin qui sera ultérieurement décrit et catalogué sous le titre de pièce *p*. La figure 114 représente donc, à un grossissement de 150 fois, toute l'épaisseur des parois utérines de la région *a* de la figure 111. Nous allons passer en revue ses diverses parties, en allant de l'ectoplacenta à la surface extérieure de l'utérus, c'est-à-dire en allant de droite à gauche sur la figure.

Nous trouvons d'abord (en C) la couche basale de l'ectoplacenta, ou couche du cytoblaste de Van Beneden. Les cellules en sont plutôt cubiques que cylindriques. Ce que cette couche présente de remarquable c'est qu'elle émet, assez régulièrement, de place en place, entre les capillaires (1, 1), des poussées de cellules également cubiques et très colorables, qui pénètrent dans la couche plasmodiale et se fondent avec elle, grâce à une formation intermédiaire (couche intermédiaire étudiée à propos de la fig. 99) où nous trouvons les formes de transition entre la couche basale et la couche plasmodiale. Ces poussées du cytoblaste ou couche basale répondent à un double processus. Elles sont d'une part des points d'accroissement du plasmode, qui emprunte sans cesse des éléments nouveaux à la couche basale, qui est sa source première et qui demeure sa couche génératrice, quoique ce plasmode s'accroisse aussi par lui-même (multiplication caryocinétique peu intense de ses noyaux). Elles représentent d'autre part les points où l'ectoplacenta va se creuser, à sa face interne ou profonde, de dépressions en doigt de gant, pour recevoir le mésoderme sous forme de villosités plus tard vascularisées, pour être en un mot, comme toutes les autres formations ectoplacentaires (Rongeurs et Carnassiers), remanié par le mésoderme, puis par les vaisseaux allantoïdiens (voir ci-après la fig. 129, pl. V, et les planches suivantes).

Vient ensuite la couche plasmodiale (P, fig. 114), qui a acquis maintenant une individualité et une épaisseur remarquables. En effet il ne s'agit plus, comme dans les figures 99 et 110, de poussées plasmodiales pénétrant, chacune pour son compte, entre les capillaires. Ces poussées primitives ont complètement entouré les capillaires correspondants (qui désormais méritent bien le nom d'*intra-plasmodiaux*), se sont soudées les unes aux autres et forment

maintenant une puissante couche, limitée en dehors, c'est-à-dire à sa surface. par une ligne régulière, parallèle à la ligne de la couche basale, contiguë à la couche des capillaires épiplasmodiaux, et interrompue seulement de place en place par le passage des capillaires établissant la continuité entre les capillaires intraplasmodiaux et épiplasmodiaux. Cette belle formation plasmodiale est composée de protoplasma et de noyaux caractéristiques. Le protoplasma est finement granuleux, se colorant d'une manière uniforme et avec une intensité moyenne. Les noyaux ont pris un aspect dont les figures 99 et 110 nous montraient déjà les phases préparatoires. Ils sont devenus très volumineux, et leur matière chromatique s'est condensée en une couche périphérique et un amas central, reliés par de minces tractus étoilés. Il en résulte que, à un faible grossissement, ces noyaux, généralement ovalaires, se montrent comme une tache blanche (fig. 114) avec un contour foncé et un point foncé au centre ; ils tranchent ainsi en clair sur le protoplasma uniformément coloré qui les renferme. Ainsi est établi un double contraste entre la couche plasmodiale et la couche basale de l'ectoplacenta : la couche basale se colore très fortement, et apparaît comme une zone foncée avec des noyaux plus foncés encore ; la couche plasmodiale se colore avec une intensité moyenne, plutôt faible, et apparaît comme une couche relativement pâle avec des noyaux plus pâles encore. Nous n'avons rien de particulier à dire sur les capillaires intraplasmodiaux.

A la couche plasmodiale de l'ectoplacenta, et en dehors d'elle, est immédiatement juxtaposée la couche des capillaires épiplasmodiaux (en 2, fig. 114). On voit que déjà, sur la figure 114, la paroi de ces vaisseaux est une épaisse formation protoplasmique semée de nombreux noyaux disposés en stratifications multiples et irrégulières. On aurait peine à croire qu'une semblable paroi résulte de la transformation de l'endothélium vasculaire primitif, si avec les figures 99 et 110 nous n'avions assisté aux phases successives de cette transformation, et si, à l'heure actuelle, nous ne trouvions toutes les formes de transition entre cette épaisse paroi protoplasmique à noyaux multiples et l'endothélium normal ou à peu près des capillaires intraplasmodiaux d'une part, des capillaires normaux de la muqueuse utérine d'autre part. Or précisément la figure 114 nous fait assister à toutes ces transitions, en nous montrant la continuité entre ces divers ordres de capillaires.

Parmi ces lieux de continuité et formes de transition, nous devons nous arrêter sur les petits vaisseaux, si évidents et si nombreux dans la figure 114, qui joignent les capillaires intraplasmodiaux profonds (voisins de la couche basale) et les capillaires épiplasmodiaux. Nous voyons, sur cette figure, que ces petits vaisseaux, situés dans les zones superficielles ou externes du plasmode, ont des parois à cellules endothéliales hypertrophiées, mais peu épaisses, et avec une seule rangée de noyaux ; en un mot ces capillaires intermédiaires, mais situés en plein plasmode, sont constitués comme l'étaient précédemment (sur la fig. 110) les capillaires typiquement épiplasmodiaux. Cela semble indiquer que le plasmode ectoplacentaire, dans sa marche envahissante, dans sa rapide progression (de la fig. 110 à la fig. 114), a enveloppé quelques-uns des capillaires épiplasmodiaux primitifs ; mais dès lors la paroi protoplasmique de ces capillaires devenus intraplasmodiaux cesse de s'hypertrophier ; elle demeure à l'état acquis, ou même rétrograde bientôt, comme nous le verrons plus loin, de sorte qu'en définitive la constitution des capillaires épiplasmodiaux et celle des intraplasmodiaux est extrêmement différente et caractéristique, malgré quelques formes de transition, qui sont plus ou moins temporaires, ou peuvent, mais rarement, persister un certain temps, comme nous aurons occasion de le voir.

Nous venons de dire que, en général, ces capillaires, primitivement épiplasmodiaux, puis devenus intraplasmodiaux, voient s'arrêter puis rétrograder l'hypertrophie de leur paroi protoplasmique ; cet énoncé n'a d'autre valeur que celle d'un énoncé descriptif, traduisant ce fait que finalement on ne trouve dans le plasmode presque plus que des capillaires à paroi endothéliale mince et à peu près normale. Ce n'est pas une explication basée sur une constatation directe d'un processus régressif, qu'il serait si difficile de suivre. D'autres explications seraient aussi bien possibles, par exemple que tous les capillaires à épaisse paroi protoplasmique englobés hâtivement dans le plasmode ectoplacentaire, en émergent peu à peu, se retirant à la surface de ce plasmode. Nous ne saurions choisir entre ces diverses explications, et nous avons tenu surtout à indiquer le fait, la disposition définitive, typique, qui justifie nos distinctions et expressions de capillaires épiplasmodiaux et capillaires intraplasmodiaux.

En continuant l'examen de dedans en dehors des couches de la

figure 114, après la couche des capillaires épiplasmodiaux, nous trouvons la *couche claire de la muqueuse* (en 4, fig. 114). C'est seulement maintenant (comparer avec les fig. 99 et 110) que cette couche est bien caractérisée, tranche nettement sur ses voisines, et par suite est bien distincte, même à un très faible grossissement, sur une coupe d'ensemble (voir la fig. 111). Elle réalise, comme structure, le type de tissu conjonctif embryonnaire lâche, étant formée de cellules étoilées, notablement écartées les unes des autres, avec interposition d'une substance intercellulaire transparente, non colorable (carmin aluné, hématoxyline, safranine). Du côté de la couche compacte, elle est très nettement limitée, la couche compacte commençant brusquement, sans transition (5, fig. 114). Du côté de la couche des capillaires épiplasmodiaux on ne peut pas dire qu'elle soit limitée, car elle s'insinue dans les interstices de ces capillaires ; en réalité il faudrait dire que la couche des capillaires épiplasmodiaux est située dans la zone interne de cette couche claire. Mais parfois ces capillaires sont si serrés, que seulement quelques rares cellules sont placées de distance en distance dans leurs intervalles (comme cela a été antérieurement représenté dans la fig. 110), et alors couche claire de la muqueuse et couche des capillaires épiplasmodiaux sont choses bien distinctes et dont les dispositions justifient notre nomenclature. Du reste cette couche claire de la muqueuse n'a qu'une importance topographique ; bien visible sur les coupes d'ensemble, et contribuant à accentuer le dessin de stratification des diverses couches, elle devait être signalée et recevoir une dénomination. Mais elle n'est le siège d'aucune évolution particulière ; ses éléments ne constituent rien de particulier dans le placenta.

Ceci demande cependant une petite restriction. Il est certains vaisseaux capillaires (car dans tout ceci nous ne trouvons guère que des capillaires) auxquels les cellules de cette couche claire forment une gaine adventice particulière en se tassant en dehors de la paroi endothéliale du vaisseau. En effet, en passant en revue un grand nombre de coupes d'une même pièce, on découvre parfois des vaisseaux présentant un aspect que nous n'avons pas encore décrit. La figure 115 (empruntée à la même pièce que la figure 114) nous en donne un exemple. Dans un fragment de la couche claire de la muqueuse, nous trouvons, presque côte à côte, deux vaisseaux. L'un (en A) est reconnaissable, de par sa constitution protoplasmique à noyaux multiples, pour un capillaire épiplasmodial typique. L'autre

est d'une constitution bien différente. La paroi endothéliale est très légèrement hypertrophiée ; mais les cellules y sont individuellement distinctes; cet endothélium peut être dit à peu près normal. En dehors de lui est une gaine de cellules conjonctives tassées les unes contre les autres; ce sont des cellules de la couche claire de la muqueuse, cellules devenues ici plus nombreuses et plus volumineuses, dans une zone concentrique au petit vaisseau, et lui formant une gaine adventice ; à la périphérie de cette gaine on trouve les formes de transition entre ces cellules et celles qui constituent l'ensemble de la couche claire.

Le type de vaisseau capillaire à gaine adventice cellulaire, que nous venons de décrire, est rare, mais on en trouve toujours pour chaque pièce. Sur les pièces arrivées au stade que nous étudions, il est difficile d'en déterminer la signification physiologique ; mais ultérieurement celle-ci devient évidente. Nous dirons donc par avance, nous réservant de le prouver ultérieurement, que ces vaisseaux sont les voies afférentes de la circulation du sang maternel dans l'ectoplacenta. Ainsi les capillaires que nous avons vus tout au début (fig. 83, pl. III) se multiplier et s'hypertrophier à la surface de la muqueuse, se différencient graduellement et comme structure et comme fonctions : les uns, très nombreux et à parois endothéliales peu modifiées, forment le *réseau fonctionnel* du placenta, c'est-à-dire les capillaires intraplasmodiaux ; les autres, encore nombreux, à parois protoplasmiques épaisses, avec nombreux noyaux, se tassent à la surface de l'ectoplacenta, où ils jouent le rôle de *vaisseaux efférents* (capillaires épiplasmodiaux) ; d'autres enfin, plus rares, demeurent à l'état de paroi endothéliale presque normale, mais avec adjonction d'une gaine conjonctive (cellules de tissu conjonctif) et représentent les *vaisseaux afférents*. Nous verrons en effet que, sur des placentas plus avancés, avec voies de circulation maternelle bien différenciées, les vaisseaux afférents sont relativement peu nombreux, et traversent en quelques endroits toute l'épaisseur de l'ectoplacenta pour aller, à la face profonde ou interne de celui-ci, se résoudre dans le réseau des capillaires intraplasmodiaux les plus profonds. Ce sont là des dispositions que nous étudierons plus tard, et notamment à propos des figures 147 et 148 de la planche VI.

Pour terminer l'examen, de dedans en dehors, des couches de la fig. 114 nous n'avons plus qu'un mot à dire de la *couche compacte* de la muqueuse (en 5). Sa limite interne du côté de la couche claire

est très tranchée, sans transition, avons-nous déjà dit. Sa limite externe est moins nette, par transition graduelle à la couche musculaire. Les cellules fusiformes qui la constituent sont d'autant plus serrées, et par suite l'aspect foncé de la couche d'autant plus accentué, qu'on considère une zone plus interne. Des tubes glandulaires la parcourent, en nombre variable selon les régions. En effet, il n'est pas nécessaire de rappeler que, dès le début de la gestation, les glandes utérines viennent s'ouvrir exclusivement sur la paroi inférieure de la cavité de la corne (masse villeuse, coussin villeux, saillies villeuses interglandulaires précédemment décrites; *papilles interglandulaires* de V. Beneden), et que, de cette région d'orifices, les tubes s'étendent plus ou moins loin vers la région supérieure (antimésométrique) de la corne, de sorte que, ainsi qu'on le voit sur toutes nos figures d'ensemble (coupes transversales) et notamment sur la figure 111, les glandes sont d'autant plus nombreuses qu'on examine une région plus voisine du coussin villeux, et d'autant plus rares qu'on se rapproche davantage de la région supérieure ou opposée à l'insertion du mésomètre. — Tout le reste de la figure 114 (extrémité gauche) représente la musculature utérine, dont les plans internes sont généralement circulaires et les plans externes longitudinaux; les premiers sont donc coupés en long, les seconds en travers et dessinent de gros faisceaux.

Nous l'avons dit, cette figure 114 représente, d'une manière typique, la période d'état du plasmode ectoplacentaire dans le stade qui est l'objet du présent chapitre; après s'être ainsi développé le plasmode reste un assez long temps stationnaire quant à sa constitution, ne faisant guère que s'accroître en épaisseur, jusqu'au moment où, à la période de formation, succède la période de remaniement. Si donc nous étudions ici encore quelques figures du plasmode, ce n'est pas pour poursuivre plus loin son évolution, mais pour examiner quelques légères variations locales qu'il peut présenter. Telles sont les figures 125 et 129 de la planche V.

La figure 125 est d'un Murin qui a donné d'autre part les figures 119 à 124 et qui sera décrit et catalogué plus loin sous le nom de pièce *r*. Nous avons donné ce dessin parce que, étant exécuté à un plus fort grossissement que la figure 114, il nous permet de mieux constater les caractères, précédemment décrits, des grands noyaux clairs de la couche plasmodiale; on voit bien, dès maintenant, que ces *noyaux géants* sont d'autant plus volumineux qu'ils appartien-

nent à une zone plus externe du plasmode, et que, à mesure qu'on examine des zones plus voisines de la couche basale ou cytoblaste, on rencontre toutes les formes de transition entre les noyaux géants, les noyaux de la couche intermédiaire et les noyaux du cytoblaste. Cette figure est encore intéressante au point de vue de la vascularisation du plasmode. Elle nous montre d'une part des capillaires à paroi épaisse, protoplasmique, avec nombreux noyaux englobés en pleine couche plasmodiale ectoplacentaire, disposition que nous avons dit n'être que temporaire, et qui par exception se retrouve ici sur une pièce déjà très avancée dans son développement. D'autre part, et comme disposition inverse de la précédente, nous voyons un capillaire à paroi endothéliale à peu près normale (AF, fig. 125) parcourir toute l'épaisseur de la préparation, depuis la couche compacte de la muqueuse, en traversant la couche claire (4), puis la formation plasmodiale ectoplacentaire, pour arriver jusqu'aux capillaires intraplasmodiaux profonds et se continuer avec eux (1,1). Il s'agit là de ce que nous avons par avance désigné comme voies afférentes de la circulation maternelle dans l'ectoplacenta. Seulement ce capillaire afférent, en traversant la couche claire (4), n'a pas encore reçu de celle-ci sa tunique de cellules adventices, telle que nous l'avons déjà vue formée sur une pièce cependant plus jeune (fig. 115). C'est encore là une variation individuelle, un retard qu'il était bon de constater, pour montrer qu'on rencontre certaines oscillations autour des dispositions typiques, les plus généralement réalisées, oscillations que l'étude d'un grand nombre de pièces ramène à leur juste valeur, mais qui pourraient fausser l'interprétation des faits (prétendue formation du plasmode ectoplacentaire aux dépens de l'endothélium vasculaire) en l'absence de pièces assez nombreuses pour permettre d'en dégager la formule générale de ces évolutions.

Enfin la figure 129 est une introduction à l'étude, qui sera faite ultérieurement, de la période de remaniement du plasmode. Ici les parties constituantes du plasmode sont disposées selon le mode typique décrit sur la figure 114, seulement ces dispositions sont plus accentuées, plus caractéristiques, et quelques modifications commencent à s'y produire. Ainsi, d'une part les capillaires intraplasmodiaux sont très développés, et peuvent être distingués en profonds ou internes (1,1) et en superficiels ou externes (1*a*, 1*a*). Mais d'autre part les cellules endothéliales de ces capillaires intraplasmo-

diaux sont devenues plus rares, plus écartées, comme si, ne se multipliant pas au fur et à mesure de l'augmentation du plasmode, elles ne pouvaient suffire à l'allongement des capillaires qu'en s'étirant, de sorte que les noyaux endothéliaux sont situés à de grandes distances les uns des autres. Or nous verrons, dans la période de remaniement, cet écartement des cellules endothéliales devenir de plus en plus prononcé, et, par un véritable processus d'atrophie, ces cellules se montrer de plus en plus rares, jusqu'à disparaître complètement, de sorte que les capillaires intraplasmodiaux ne seront plus que des lacunes sanguimaternelles creusées en plein plasmode ectoplacentaire. Nous voyons en même temps la couche basale ou cytoblaste s'infléchir en dépressions multiples qui creusent la surface interne de l'ectoplacenta d'une série de cavités en doigt de gant, dans lesquelles se logent, sans les remplir exactement, des prolongements mésodermiques (bord droit de la figure 129). Ceci est réellement le début du remaniement du plasmode; nous en ferons l'étude plus tard.

Dans tout ce qui précède, nous avons choisi comme objet de nos descriptions la région où l'ectoplacenta présente son maximum de développement, c'est-à-dire la partie moyenne, également distante de l'extrémité d'un repli amniotique (b, fig. 104) et de l'extrémité ou bord inférieur de l'ectoplacenta (ligne de continuité entre l'ectoplacenta et la portion de l'hémisphère inférieur de l'œuf restée constituée par la simple juxtaposition de l'ectoderme et de l'endoderme, point *c* de la fig. 104), c'est-à-dire la région marquée *a* dans les figures 103, 104 et 111. En se rapprochant des *bords supérieur* (amniotique) ou *inférieur* de l'ectoplacenta, on trouve toujours un développement moins avancé, l'ectoplacenta étant plus mince et de formation plus récente.

Au niveau du *bord inférieur* (région *c* de la figure 104), les parties restent longtemps disposées comme nous les avons vues précédemment à propos de la figure 97 (pl. III), dans la région CB de cette figure, seulement, comme le montrent les figures 104 et 111, cette région de transition entre l'anneau placentaire et la paroi inférieure de l'œuf descend de plus en plus en empiétant sur cette paroi inférieure, de sorte que le bord de l'ectoplacenta dépasse bientôt l'équateur de l'œuf; mais arrivée à peu près à mi-chemin entre cet équateur et le pôle inférieur, la formation ectoplacentaire s'arrête d'une manière définitive, et il reste, dans l'hémisphère inférieur de

l'œuf, une large zone circulaire centrale, où l'ectoderme demeure à l'état de couche épithéliale, doublée simplement par l'endoderme, comme le montre la figure 106 (pl. IV).

Au niveau du *bord supérieur* (région *b* de la figure 104), c'est-à-dire sur la lame externe du repli amniotique, la formation plasmodiale et l'ensemble de l'évolution ectoplacentaire se produisent d'une manière continue, mais avec un retard considérable comparativement à ce qui se passe vers la région équatoriale (région *a* de la figure 104); et au moment de l'occlusion de l'amnios, ou comme phénomènes préparatoires à cette occlusion, le plasmode présente des dispositions spéciales que nous étudierons dans un paragraphe suivant, à propos de l'amnios.

Nous pouvons donc, laissant de côté ces particularités locales, résumer comme il suit la formation du plasmode ectoplacentaire : *Dans les régions où l'ectoderme de l'œuf se met en contact intime avec la surface de la muqueuse de l'utérus, l'épithélium utérin disparaît; alors l'ectoderme s'épaissit et émet de courts bourgeons qui pénètrent dans le tissu conjonctif de la muqueuse; ces bourgeons prennent bientôt la constitution plasmodiale, la partie de l'ectoderme dont ils émanent, sur laquelle ils sont attachés par leur base (couche basale) continuant seule à présenter des lignes de séparation entre ses cellules. — Ces bourgeons, se réunissant par leurs extrémités profondes primitivement indépendantes, donnent naissance à une couche plasmodiale continue, dans laquelle sont englobés les capillaires maternels. La formation ectoplacentaire comprend alors, en allant de dedans en dehors, une couche basale à cellules cubiques ou cylindriques courtes, et une couche plasmodiale, plus puissante, semée de noyaux volumineux, et d'autant plus volumineux qu'ils sont situés dans des régions plus externes. Entre la couche basale et la couche plasmodiale, on trouve des formes de transition, surtout au niveau de certains lieux de végétation de la couche basale, qui continue ainsi, de place en place, à des distances assez régulières, à donner naissance à des éléments qui vont contribuer à l'accroissement du plasmode. Ces lieux de végétation deviennent même de plus en plus accentués, la couche basale s'infléchissant à leur niveau de manière à dessiner* des villosités creuses [1], *dans lesquelles pénètrent*

1. Nous employons cette expression, parce qu'elle rappelle très bien ce que nous avons décrit chez les carnassiers, et parce que nous allons voir qu'elle a été aussi employée, pour le Murin, à propos de ces mêmes parties, par R. Frommel.

des éléments mésodermiques. — En même temps qu'évoluent ces productions de l'ectoderme, les vaisseaux capillaires de la muqueuse se multiplient, au contact de l'ectoplacenta, et leurs parois endothéliales subissent une hypertrophie notable; mais tandis que cette hypertrophie s'arrête et même rétrograde pour les capillaires enveloppés par le plasmode (capillaires intraplasmodiaux), *elle s'exagère au contraire au plus haut degré pour ceux qui sont situés à la surface* (*face externe du plasmode*), *lesquels se présentent bientôt comme des canaux, d'aspect glandulaire, à épaisses parois protoplasmiques semées de noyaux nombreux et irrégulièrement stratifiés.*

2° *Historique et critique sur la formation du plasmode ectoplacentaire.*

I. — C'est à peine s'il y a lieu de parler ici d'Ercolani, tant cet auteur a peu étudié les premières phases du développement du placenta chez le Murin. Nous avons vu en effet qu'il avait décrit le stade (correspondant à peu près à notre figure 71) où l'ectoderme est étroitement appliqué à la surface de la muqueuse utérine, d'où l'épithélium vient de disparaître par atrophie. De ce stade, où, dit-il, les couches superficielles de la muqueuse utérine sont parcourues par de nombreux vaisseaux dilatés, il passe, sans autre transition, à un stade (fig. 2 de sa planche XI) qui correspond à peu près à notre figure 114, c'est-à-dire qu'il n'a suivi aucune des phases de ce qu'il appelle la formation déciduale et qui n'est autre chose que notre plasmode ectoplacentaire. Cette formation déciduale s'est, dit-il (p. 813), produite par le fait que les vaisseaux superficiels de la muqueuse utérine ont donné naissance à un fin réseau vasculaire, avec développement d'abondantes cellules périvasculaires, d'où formation d'une couche cellulo-vasculaire assez épaisse qui représente une vraie caduque. Et cependant la figure qu'il donne de cet état très avancé n'est réellement pas très mauvaise (fig. 2 de sa planche XI) et l'interprétation en est facile en la comparant avec notre figure 114 (pl. IV). Il sera également facile de reconnaître que sur cette figure (fig. 2, pl. XI d'Ercolani) la couche désignée par la lettre *C* est à tort dite chorion et représente en réalité la lame interne ou somatopleure du mésoderme; la confusion qu'a commise ici Ercolani l'a amené à une erreur bien autrement grave, celle de croire que le placenta en voie de formation reçoit primitivement des vaisseaux venus de la vésicule ombilicale. C'est là une

question sur laquelle nous reviendrons ultérieurement, et nous verrons que Vogt a reproduit et exagéré encore l'erreur d'Ercolani.

II. — Le mémoire de Frommel[1], auquel nous avons déjà fait allusion à diverses reprises, est un ouvrage admirable tant au point de vue de ses superbes planches, que par les efforts de l'auteur pour arriver à une consciencieuse interprétation des faits. Il a choisi, dit-il (Préface), le Murin comme objet d'étude, comme type de placenta discoïde, n'espérant pas arriver à réunir, pour l'espèce humaine, des pièces assez nombreuses et assez jeunes pour constituer un matériel de recherches suffisant. La partie descriptive de son mémoire est divisée en stades, qui sans doute correspondent tout simplement à chacune des pièces dont il a pu disposer, car ces prétendus stades ne correspondent nullement à des phases bien définies du développement de l'embryon ou de ses annexes : aussi ne donne-t-il pas de titre spécial à chacun de ces stades, se contentant de les numéroter. Dans ce qui précède, nous avons déjà parlé de ses stades I à III, à propos de la constitution de l'œuf, et nous avons vu qu'il avait éprouvé une certaine hésitation dans l'interprétation de l'orientation de ses coupes, et avait même confondu parfois l'hémisphère supérieur (embryonnaire) et l'hémisphère inférieur de l'œuf. C'est donc seulement avec son stade IV (planche IV; début des plis amniotiques; l'auteur n'a rien vu de la masse ectodermique pleine, de sa dislocation et de son creusement) que commencera l'analyse critique des conclusions de cet auteur sur la formation du placenta. Nous avons déjà dit, à propos de l'épithélium utérin, que Frommel (*op. cit.*, p. 8), dans ce stade IV, décrit avec soin l'adhérence intime de l'ectoderme à la muqueuse et la disparition de l'épithélium utérin. « L'ectoderme, dit-il, est formé, dans la région d'adhérence, par une couche de belles cellules cylindriques; mais par places cette couche forme des bourgeons dirigés vers la muqueuse, de sorte que l'ectoderme est en ces points composé de deux, trois, et même quatre couches. En dehors de cet ectoderme est une couche de capillaires maternels, dont les cellules endothéliales sont très visibles. »

Notre point de départ et celui de Frommel sont donc identiques; nous sommes en présence, dans la description précédente, des

1. Richard Frommel, *Ueber die Entwickelung der Placenta von* Myotus murinus, Ein Beitrag zur Entwickelung der discoïdalen Placenta; Wiesbaden, 1888.

bourgeons ectodermiques qui vont devenir plasmodiaux, et, par leur fusion, après avoir enveloppé les capillaires maternels correspondants, donner naissance à la couche plasmodiale. Or, nous allons voir Frommel décrire très exactement ce plasmode, puis ses gros noyaux, mais s'égarer complètement quant à son origine, en le faisant provenir d'une transformation des cellules conjonctives maternelles interposées aux capillaires.

En effet, au stade V (plis amniotiques en voie de rapprochement, gouttière médullaire bien dessinée; état analogue à nos figures 111-114, par conséquent sans les phases représentées par nos figures 89, 95-97, 98-99, 103-110, 104, car son stade IV correspond à notre fig. 87), l'auteur décrit en ces termes les rapports de l'œuf et de la muqueuse (p. 10). « L'ectoderme, adhérent à la muqueuse utérine, peut être désigné sous le nom de chorion, et, vu la formation de l'amnios, sous celui d'exochorion primitif; il présente des saillies en forme de villosités, qui pénètrent dans la muqueuse. Dans la muqueuse qui répond à ce chorion, on distinguait, dans les stades antérieurs, deux couches : une interne, spongieuse, semée de très nombreuses mailles vasculaires, et une externe, fibreuse (cellules fusiformes, parallèlement disposées [1]). Actuellement ces deux couches sont semblablement distinctes, mais leurs caractères sont considérablement modifiés. La couche interne n'a plus un aspect aussi spongieux. Entre les capillaires, la partie fondamentale de cette couche est actuellement formée par des éléments spéciaux auxquels on peut donner le nom de *cellules déciduales*; elles sont disposées en cordons et en amas, de dimensions diverses; tout près du chorion, elles présentent des noyaux relativement petits [2]; plus en dehors, les noyaux deviennent très volumineux, sphériques, avec une charpente nucléaire et des nucléoles très colorables. On ne distingue guère les limites des cellules; leur ensemble fait l'impression d'une masse continue de protoplasma, semée de noyaux de grosseurs très diverses, et différents les uns des autres, et quant à leur colorabilité, et quant à l'aspect de leur charpente. Cette masse de cellules déciduales enveloppe et les vaisseaux maternels et les villosités pleines émanées du chorion; quant à l'épithélium utérin, on n'en trouve plus de traces.

1. Ce que nous appelons la *couche claire* de la muqueuse.
2. C'est la couche intermédiaire (entre la couche basale et la couche plasmodiale).

« La partie la plus externe de cette couche paraît au premier abord fibreuse, c'est-à-dire formée de cellules fusiformes, toutes disposées dans la même direction concentrique à la cavité utérine [1]; mais en réalité la limite entre les deux couches n'est pas nette, car on voit graduellement les cellules fusiformes allongées devenir plus courtes, puis présenter des formes de transition vers les éléments dits cellules déciduales, et dont les limites individuelles sont peu sensibles [2]. Un fait remarquable est la présence, dans cette couche externe, de canaux à parois formées de cellules presque cubiques, canaux qu'on prendrait au premier abord pour des tubes glandulaires; mais ces canaux sont remplis de globules du sang (p. 11). »

A partir de ce moment, nous pouvons, pour employer une expression figurée, dire que la bifurcation a eu lieu entre l'interprétation de Frommel et la nôtre. Dans toutes ses descriptions du plasmode (sa formation déciduale), il va faire sans cesse allusion à sa prétendue origine aux dépens de la muqueuse utérine; mais, malgré cette erreur d'interprétation, ses descriptions seront extrêmement exactes, et même feront parfois allusion à une continuité apparente entre la formation déciduale (notre couche plasmodiale) et les éléments des villosités choriales (notre couche basale de l'ectoplacenta et les lieux de végétation où elle contribue à l'accroissement du plasmode, au niveau d'inflexions qui dessinent, en effet, avons-nous dit, des villosités creuses). De même très remarquable de précision, sa description des capillaires à épaisses

1. Excellente description de la *couche claire* de la muqueuse (voir nos figures 99, 114, 125, en 4).

2. Jamais nous n'avons vu ces prétendues formes de transition, qui feraient assister à l'évolution des cellules de la muqueuse en formation plasmodiale. A mesure que les capillaires se multiplient, les cellules conjonctives interposées entre eux deviennent de plus en plus rares, tout en restant étoilées, polyédriques ou globuleuses, tandis que les cellules situées en dehors de la couche des capillaires, deviennent de plus en plus nombreuses et plates (fusiformes sur les coupes). Sur certaines pièces (fig. 110 de notre pl. IV), où les capillaires maternels sont très serrés les uns contre les autres, on a peine à retrouver quelques cellules encore interposées à ces capillaires. Et cependant, c'est à ces rares éléments, destinés à disparaître, que Frommel attribue l'origine du plasmode (qu'il appelle *cellules déciduales*). Cette affirmation, qui est implicitement, mais peut-être avec une certaine hésitation, contenue dans la description que nous venons de reproduire, est donnée par lui d'une manière plus formelle dans ses conclusions générales : « La formation déciduale (p. 39) provient simplement d'une transformation des éléments sous-épithéliaux, c'est-à-dire des cellules du tissu interglandulaire de la muqueuse. » Non seulement nous n'avons rien vu, sur nos préparations, qui justifie cette interprétation, mais nous devons même dire que, sur les magnifiques planches de Frommel, nous ne voyons guère les transformations qu'il décrit.

parois protoplasmiques, à aspect glandulaire, et la tentation qu'il avoue avoir eue un instant de prendre ces vaisseaux pour des glandes transformées, tentation bien naturelle en présence d'aspects tels que ceux présentés par certaines parties de notre figure 110 (pl. IV). Ces remarques générales étant faites, nous n'avons presque plus qu'à reproduire les passages les plus importants de Frommel.

Au stade VI (nous engageons le lecteur à suivre sa description sur nos figures 125 et 129) : « Le chorion, dit-il (p. 12), et ses villosités (notre couche basale de l'ectoplacenta), sont formés d'un épithélium à cellules cylindriques basses; ces villosités, pénétrant dans la couche interne du placenta, sont actuellement creuses, affectant la disposition de glandes qui s'ouvriraient dans la cavité de l'œuf. Les prolongements villeux du mésoderme pénètrent dans ces cavités des villosités choriales, lesquelles plongent dans la couche interne du placenta; leurs extrémités paraissent souvent élargies, et parfois bifurquées, et leur union paraît très intime avec les éléments maternels[1]. Cette partie maternelle contient, tout contre le chorion, de nombreuses coupes de vaisseaux étroitement pressés les uns contre les autres. On voit des vaisseaux plus volumineux, venant de la couche externe, traverser radiairement la couche placentaire et se continuer avec ce réseau vasculaire sous-chorial. Entre ces vaisseaux, et plus particulièrement en dehors de la zone qu'ils forment, on trouve des traînées et des amas de cellules déciduales; à la limite de cette couche on retrouve les coupes de canaux qui ont l'apparence de glandes atrophiées, dont les cellules cylindriques se seraient transformées en une couche de cellules plates; mais on voit ces canaux pleins de sang, comme si ces glandes atrophiées s'étaient transformées en productions vaso-formatives. »

Ce n'est qu'avec ce qu'il appelle le stade VII (amnios fermé) qu'il signale avec soin la disposition plasmodiale de sa formation déciduale. « Dans la couche des cellules déciduales, dit-il (p. 14, 15), les lignes limites des cellules ont presque complètement disparu. On est en présence d'une masse en apparence homogène, qui, par le carmin boraté ou par la safranine, prend une teinte rose uniforme. Dans cette substance sont des groupes de noyaux présentant

1. Union si intime en effet, que les cellules de ces prétendues villosités choriales se transforment en substance plasmodiale : lieux de végétation de la couche basale dans la couche plasmodiale (voir nos figures 114, 125, 129).

des volumes très variables; il y a toute une série de transitions depuis de tout petits noyaux très colorables, jusqu'à de très gros noyaux incolores présentant un ou deux nucléoles. Cette substance, parsemée de noyaux, est fortement granuleuse; par places les grains qu'elle renferme deviennent plus volumineux et prennent l'aspect de petites sphères brillantes, incolores, dont quelques-unes acquièrent le volume et les apparences de corpuscules sanguins sphériques et rouges (microcytes).

« La couche moyenne de la formation placentaire, celle qui est en dehors de la zone des villosités choriales, est caractérisée par de larges vaisseaux sanguins et de puissants canaux d'aspect glandulaire, à parois épithéliales. Plus nettement que dans les stades précédents, on voit actuellement que ce sont là des formations en rapport avec une néoformation vasculaire, car on voit ces canaux remplis de globules sanguins rouges et blancs. Les parois de ces canaux sanguins ne sont pas formées de tous côtés par un épithélium semblable. Sur un des côtés cet épithélium est épais, de 5 à 6 couches de cellules, tandis que sur le côté opposé la paroi s'amincit, se réduisant à une couche de cellules qui deviennent graduellement pâles et prennent l'aspect d'un endothélium vasculaire (p. 15)[1]. »

Quelques détails qu'il donne ensuite relativement à ses stades VIII et IX, c'est-à-dire d'après des pièces plus avancées que celles que nous avons étudiées jusqu'ici (stade VIII avec allantoïde saillant dans le cœlome; stade IX avec allantoïde vascularisant l'ectoplacenta), peuvent cependant être reproduits ici, parce qu'ils serviront à bien caractériser son opinion sur le plasmode et les connexions qu'il a entrevues entre lui et la couche basale. « Les villosités choriales, dit-il en effet (p. 16), sont plus longues et ramifiées; leurs extrémités se présentent comme des prolongements épithéliaux massifs, qui ne sont pas bien distincts des éléments environnants[2]. La formation de sang, aux dépens des canaux épithéliaux d'apparence glandulaire, est devenue plus considérable; l'épithélium de ces canaux a été en effet, par places, entièrement employé à cette formation, et le sang ainsi produit, n'étant plus

1. Ce dernier détail est fort exact; seulement nous ne le décrirons que plus loin, sur les pièces plus avancées, où cette disposition est plus accentuée et alors que nous aurons pu suivre la série des processus qui la produisent (voir les planches VII et VIII).
2. Même observation que dans la note de la page 192.

contenu par des parois endothéliales, se trouve en contact immédiat avec la substance homogène des cellules déciduales. Mais dans les régions marginales du placenta on trouve encore de volumineux cordons épithéliaux dans l'axe desquels apparaissent de petits îlots de globules sanguins. »

Plus loin, lorsque nous serons en possession des éléments nécessaires pour donner l'étude de l'ensemble des voies de la circulation maternelle dans l'ectoplacenta, nous reviendrons sur cette fonction hématopoiétique attribuée aux parois protoplasmiques de certains capillaires. Pour le moment, nous terminerons cette analyse de Frommel par un passage relatif à l'idée, fort exacte, que cet auteur s'est faite, après hésitations, sur l'origine de ces épaisses parois protoplasmiques, à noyaux abondants, à aspect glanduliforme. C'est seulement à la page 34 de son mémoire, au cours des considérations générales qui le terminent, qu'il s'explique le plus catégoriquement à ce sujet : « Rien n'est plus frappant, dit-il, que la ressemblance qu'affectent avec des conduits glandulaires ces cordons épithéliaux qui contiennent du sang, et on croirait au premier abord être en présence de glandes de la muqueuse utérine en voie de transformation. C'est même ce que j'ai cru pendant un certain temps; mais une étude plus attentive des premiers stades m'a permis de constater avec la plus complète certitude que les glandes disparaissent complètement dans la couche la plus interne de la muqueuse utérine, tandis que les capillaires, par l'hypertrophie de leur endothélium, donnent naissance à ces conduits et cordons épithéliaux d'aspect glandulaire. De sorte que cette idée, si invraisemblable à priori, que des conduits vasculaires se produiraient par transformation des glandes, doit être absolument abandonnée. »

Comme, en résumé, Frommel assigne à notre formation plasmodiale une origine maternelle et en fait en définitive une néoformation utérine, on pourrait croire qu'il se rallie à la conception d'Ercolani; mais il s'en défend énergiquement (p. 39), ne pouvant admettre une destruction complète, puis une néoformation de la muqueuse : « Il n'y a, dit-il, que l'épithélium utérin qui disparaisse à mesure que l'ectoderme se fixe sur la muqueuse; mais cette atrophie et résorption de l'épithélium commence seulement alors que l'œuf s'est étroitement appliqué contre lui, et ne correspond nullement au début de la néoformation d'une caduque sérotine. »

III. — Les premiers travaux de Van Beneden sur la formation du

placenta du Murin ont paru presque en même temps que le mémoire de Frommel, dès le début de l'année 1888. Mais les idées de l'éminent embryologiste belge ont suivi une évolution que nous avons eu plusieurs occasions de rappeler; c'est pourquoi nous avons voulu ne les analyser qu'après celles de Frommel, afin de passer, sans interruption, des premières conclusions de Van Beneden à celles qu'il a été amené à formuler par la suite.

Nous avons déjà montré avec quelle précision Van Beneden a décrit la disparition de l'épithélium utérin et l'union intime qui s'opère entre l'épiblaste enbryonnaire et le derme modifié de la muqueuse. Parmi les conclusions de ce premier mémoire [1], il nous paraît intéressant de reproduire encore la suivante, précieuse pour l'histoire générale des rapports de la mère au fœtus, et si complètement d'accord avec les faits que nous avons reproduits dans nos planches, sinon explicitement énoncés dans nos descriptions : « Les glandes utérines n'ont, chez le Murin, aucun rapport avec le placenta; elles font totalement défaut dans la partie de la muqueuse qui répond à l'anneau placentaire du blastocyste, et il ne peut être question, chez cet animal, de l'absorption par le placenta d'un produit glandulaire tel qu'on en a décrit, chez d'autres mammifères, sous le nom de lait utérin. »

C'est dans un second mémoire [2] qui a suivi immédiatement le précédent, que Van Beneden a étudié la formation du placenta. Avant de reproduire les principaux passages de ce travail, nous pouvons, pour en rendre la critique si facile qu'elle se présentera d'elle-même à l'esprit du lecteur, faire les remarques suivantes. L'origine du plasmode ectoplacentaire est délicate à saisir : déjà Frommel s'est égaré en y voyant une transformation des cellules de la muqueuse utérine. Van Beneden fait de même. Mais nous avons vu que Frommel avait été obligé de reconnaître une continuité intime entre son chorion (couche basale de l'ectoplacenta) et la formation déciduale (plasmode ectoplacentaire); Van Beneden va plus loin; il admet qu'une partie du plasmode, intimement mêlée à la précédente, émane de l'épiblaste. Enfin les hypertrophies protoplasmiques de l'endothélium des capillaires sont choses ici extrê-

1. Van Beneden, *De la fixation du blastocyste à la muqueuse utérine chez le Murin.* (Bullet. Acad. R. de Belgique, 1888, XV, n° 1.)
2. Van Beneden, *De la formation et de la constitution du placenta chez le Murin.* (Bullet. de l'Acad. R. de Belgique, 1888, XV, n° 2.)

mement frappantes; Frommel y a vu des formations hématopoiétiques; Van Beneden, frappé de la constitution plasmodiale de ces parois vasculaires, pense qu'elles prennent encore part à la formation du plasmode placentaire. Il assigne donc, en définitive, trois sources distinctes à ce plasmode, à savoir : les cellules de la muqueuse utérine, l'épiblaste de l'œuf, les parois hypertrophiées des capillaires.

« Déjà au stade didermique du blastocyste (*op. cit.*, p. 9), le tissu conjonctif de la muqueuse commence à prendre des caractères particuliers au contact de l'épiblaste. On voit de nombreux noyaux du tissu conjonctif se multiplier par voie karyokinétique, d'autres acquérir des dimensions exceptionnelles. La multiplication très active des noyaux au début de l'évolution du placenta se ralentit plus tard, et, au moment où l'allantoïde vient se souder à la séreuse de Von Baer, on ne trouve pour ainsi dire plus de noyaux en cinèse. Au contraire, le nombre des grands noyaux vésiculeux augmente et l'épaisseur de la couche, dans les limites de laquelle ces grands noyaux s'observent en abondance, augmente progressivement. Ces grands noyaux sont de formes assez diverses; il s'en trouve qui montrent des bosselures et rappellent singulièrement les noyaux bourgeonnants. Leurs dimensions sont d'ailleurs fort inégales, mais leurs caractères sont constants : ils sont vésiculeux; leur contenu est fort clair; ils renferment un élément chromatique central, de forme étoilée, d'où partent des filaments chromophiles fins, radiairement dirigés. Ces noyaux sont rarement isolés; le plus souvent on les trouve réunis en groupes irréguliers, de façon à constituer des sortes de nids nucléaires. Peut-être se multiplient-ils par voie directe, après s'être au début divisés par cinèse. Ces noyaux siègent dans une substance finement ponctuée, se colorant uniformément en rose pâle par le carmin boracique. *Il semble que toute la substance fondamentale et les cellules du tissu conjonctif se résolvent en une masse protoplasmique commune parsemée d'innombrables noyaux de grandes dimensions, irrégulièrement disséminés dans cette substance fondamentale.* »

Voilà donc, avec une très excellente description du plasmode et de ses gros noyaux (noyaux géants), l'indication que ce plasmode proviendrait de la transformation des cellules et de la substance fondamentale du tissu conjonctif de la muqueuse. Passant alors à l'étude des vaisseaux, l'auteur assigne à leur endothélium une part

contributive à la formation du plasmode, en décrivant dans ces vaisseaux des modifications dans lesquelles on reconnaîtra facilement les mêmes détails que dans l'étude que nous avons faite précédemment, mais avec des différences d'interprétation corrélatives à l'idée qu'une partie du plasmode a son origine dans ces parois vasculaires : « En même temps (p. 11) que le tissu conjonctif dermatique subit les modifications que j'ai décrites plus haut, les parois des artères et des veines se réduisent à un simple endothélium, et d'autre part l'endothélium des capillaires se modifie [1] : les noyaux des cellules endothéliales augmentent considérablement de volume ; *les corps des cellules perdent leurs contours et se transforment dans la même substance finement ponctuée qui se substitue au tissu conjonctif ambiant ; bref les parois des capillaires se confondent avec le tissu dermatique transformé, et les cavités des capillaires perdent leurs parois propres* : ces vaisseaux en sont réduits à n'être plus, dès ce moment, que des trouées à travers la substance protoplasmique à noyaux, qui s'est substituée au tissu dermatique [2]. Les endothéliums des artères et des veines sont encore bien reconnaissables, alors que ceux des capillaires ont déjà totalement disparu. Seulement, ils changent de caractère. Les cellules, de plates qu'elles étaient, deviennent cuboïdes, en même temps que leurs noyaux se multiplient. Les contours des cellules deviennent aussi moins apparents au fur et à mesure que la couche endothéliale s'épaissit et se modifie. Autour des troncs veineux s'accumulent de nombreuses cellules de petites dimensions, qui sont peut-être des leucocytes : elles constituent aux veines des gaines périvasculaires enveloppant leur gaine endothéliale modifiée. Ces petites cellules se multiplient activement par voie caryocinétique [3]. »

Voyons enfin la troisième source attribuée à la formation du plasmode, c'est-à-dire les éléments provenant de l'ectoderne. C'est,

1. En réalité il n'y a que des capillaires dans ces couches superficielles de la muqueuse envahies par le plasmode ectoplacentaire. A cet égard, les faits que nous avons étudiés chez les carnassiers, et particulièrement chez la chienne, sont très instructifs.

2. C'est seulement à des stades avancés que les capillaires intraplasmodiaux perdent leur endothélium : on assiste à sa disparition graduelle par atrophie et résorption ; le plasmode est alors depuis longtemps constitué en couches puissantes, et tout montre que les parois des capillaires ne viennent rien ajouter à sa substance.

3. Cette description d'une gaine périvasculaire en dehors de l'endothélium se rapporte sans doute à un vaisseau tel que celui que nous avons représenté en B dans la figure 115 (pl. IV), mais alors c'est d'un vaisseau afférent et non d'une veine qu'il s'agit.

nous le savons, l'unique origine du plasmode. Il est intéressant de constater que dès cette époque Van Beneden a entrevu cette origine possible; mais c'est, de toutes, celle sur laquelle il s'explique le plus laconiquement : « Pour ne pas compliquer les descriptions (p. 12), je n'ai rien dit jusqu'ici des modifications concomitantes que subit la séreuse de Von Baer. L'épiblaste qui, au début, présente une épaisseur uniforme dans toute l'étendue de l'anneau placentaire, donne bientôt naissance, et cela bien avant l'occlusion du trou amniotique, à des bourgeons épithéliaux pleins, simples ou ramifiés, terminés par des bouts arrondis; ils pénètrent dans la couche dermatique modifiée de la muqueuse utérine. En même temps que ces bourgeons s'engagent de plus en plus profondément dans l'épaisseur de la muqueuse et s'allongent peu à peu, ils s'excavent à leur origine; puis l'excavation s'étend de plus en plus vers les bouts des bourgeons.... (Suit la description de l'entrée, dans la cavité de ces bourgeons ou villosités, des prolongements mésoblastiques de la somatopleure de la séreuse de Von Baer, puis l'arrivée des vaisseaux allantoïdiens.) Dès le moment (p. 13) où elles commencent à bourgeonner à la surface de l'épiblaste placentaire, les villosités sont enveloppées par la masse protoplasmique à noyaux qui s'est formée aux dépens du derme de la muqueuse utérine... Les caractères de la couche épithéliale épiblastique se modifient peu à peu. Les contours des cellules disparaissent et leur protoplasma prend absolument les caractères et les propriétés de la masse protoplasmique nucléée qui procède du tissu conjonctif maternel. L'épithélium épiblastique, qui était au début nettement cylindrique, s'amincit progressivement, en même temps que les contours des cellules deviennent moins distincts. *Il arrive un moment où toute limite entre l'épiblaste et la masse protoplasmique nucléée d'origine maternelle disparaît.* Elle persiste plus longtemps autour des ramifications artérielles qui siègent à la surface fœtale du placenta. Cependant là aussi l'endothélium vasculaire, transformé en une masse protoplasmique nucléée, finit par se confondre avec l'épiblaste embryonnaire. »

On voit, par ce dernier passage, que Van Beneden était certes bien préparé à admettre l'origine épiblastique du plasmode placentaire, aussitôt que cette origine serait révélée par nos propres recherches sur les Rongeurs, et indiquée par nous comme probable aussi chez les Chéiroptères.

En effet, comme on le verra dans l'historique que nous avons donné au début du volume *Le placenta des Rongeurs*, et que nous résumerons ici, nous avions, en mars 1887, communiqué, à la société de Biologie, le résultat de nos premières recherches sur le placenta du Cochon d'Inde, et nous poursuivions ces études sur le Lapin, nous trouvant toujours en présence de ce fait, alors d'apparence si paradoxale, que le placenta apparaît d'abord sous la forme d'un épaississement de l'ectoderme de l'embryon, épaississement formé de cellules fusionnées en une masse protoplasmique semée de noyaux. (Note à la Société de Biologie, 2 juillet 1887.) C'est au cours de ces études que j'eus, en 1888, connaissance du mémoire de Frommel, précédemment analysé, sur le placenta du Murin, et que, à la Société de Biologie (6 octobre 1888), je fis une communication dont il me suffira ici d'extraire les lignes suivantes : « L'auteur de ce travail (Frommel) arrive à des conclusions qui ne s'accordent nullement avec celles que j'ai formulées pour les Rongeurs ; mais sa monographie est accompagnée de superbes planches, et l'examen de ces planches m'a convaincu que le processus formatif du placenta est exactement le même chez la Chauve-Souris et le Lapin. Pour certaines de ces figures, je croirais avoir sous les yeux la reproduction des dessins que je suis en train de faire pour l'étude du placenta du Lapin. Laissant donc à l'auteur ses interprétations, que j'aurai ultérieurement l'occasion de discuter, je profite aujourd'hui de ses figures, qui sont la reproduction des faits, pour annoncer que l'évolution du placenta des Rongeurs a bien décidément la signification générale que je n'avais pas osé lui attribuer encore [1]. »

Cette communication était à peine parue, que Van Beneden en ayant pris connaissance et ayant examiné à nouveau et complété ses préparations, se rendait aussitôt à mon interprétation et faisait connaître ses vues nouvelles dans une note qu'il me chargeait de lire à la Société de Biologie. En voici les passages les plus importants, dont la reproduction textuelle est ici bien à sa place (*Biologie*, 3 novembre 1888) : « Je m'occupe depuis plusieurs années du développement du Murin et j'ai publié deux notes relatives, l'une à

1. Depuis lors nous avons confirmé cette signification générale par nos études sur le Rat, la Souris, puis sur les Carnassiers. Mais aussi nous avons à diverses reprises indiqué une restriction qu'il fallait y apporter, à savoir le placenta des Ruminants, des Solipèdes et des Pachydermes, sur lesquels nous publierons ultérieurement nos recherches.

la *fixation du blastocyste à la muqueuse utérine*, l'autre à la *formation et la constitution du placenta* [1]. Mes premières conclusions, en ce qui concerne l'origine de la couche protoplasmique à noyaux, dans laquelle circule le sang maternel, ne concordaient pas avec vos résultats relatifs au Cochon d'Inde et au Lapin. J'avais cru pouvoir conclure à l'origine conjonctive de cette formation. Mais aujourd'hui j'ai abandonné ma première manière de voir, et j'arrive aux mêmes conclusions que vous.

« Le matériel que j'ai recueilli cette année m'a permis d'étudier un stade que je n'avais pas encore eu sous les yeux jusqu'ici. Les préparations démontrent, avec la plus parfaite évidence, que l'épiblaste, sur toute l'étendue de la région placentaire future, se dédouble en deux assises : l'une superficielle formée de cellules à grands noyaux ; l'autre profonde consistant en un épithélium cylindrique. Après la disparition de l'épithélium utérin, les vaisseaux maternels, munis de leur gaine endothéliale, arrivent au contact immédiat de l'assise superficielle de l'épiblaste. Aussitôt les contours cellulaires des cellules constituantes de cette couche disparaissent; elle se résout en une masse protoplasmique continue, parsemée de gros noyaux, qui paraissent se multiplier par voie directe. Cette couche gagne rapidement en épaisseur; elle s'insinue entre les vaisseaux, en refoulant le tissu conjonctif; elle les enveloppe de toutes parts, et, bientôt après, ceux-ci, perdant leur gaine endothéliale, se transforment en lacunes sanguines, dépourvues de toute paroi propre.

« Je me propose de donner le nom de *plasmodiblaste* à la couche superficielle de l'épiblaste qui se transforme en une masse protoplasmique à gros noyaux, dans laquelle on ne distingue plus de limites cellulaires, et d'appeler *cytoblaste* la couche profonde, épithéliale, de l'épiblaste placentaire. »

On comprend quelle a été notre satisfaction de voir se ranger à notre opinion un homme aussi éminent en embryologie et en histologie, surtout alors que ce savant avait antérieurement professé une manière de voir inverse. Les expressions de plasmodiblaste et de cytoblaste, nous les avons employées à diverses reprises, comme avantageuses pour les descriptions; mais nous ne les avons cependant pas adoptées d'une manière absolue et exclusive. C'est que, si

1. Notes analysées et en partie reproduites ci-dessus, p. 195 et suiv.

la dénomination de *plasmodiblaste* est excellente, et tout à fait synonyme de *plasmode* placentaire, elle ne vaut cependant pas mieux que cette dernière expression. Mais d'autre part *cytoblaste* désigne une disposition qui n'est constante ni d'un animal à l'autre, ni des phases primitives aux phases terminales du développement d'un même placenta. Si donc nous n'adoptons pas d'une manière générale cette dernière dénomination, vu la non-généralité de la formation qu'elle indique, nous ne pouvons pas adopter la première, puisque l'une ne va pas sans l'autre, et qu'elles sont destinées à exprimer un contraste entre deux couches, dont l'une conserve et l'autre perd les lignes de séparation dessinant, autour de chaque noyau, des territoires cellulaires distincts.

Nous nous attendions à voir Van Beneden reprendre l'étude de cette question, qu'il avait su marquer d'un cachet si personnel, et publier un exposé détaillé de ses nouvelles recherches sur le placenta du Murin. Cependant cela ne nous empêchait pas de recueillir les matériaux pour entreprendre à notre tour des recherches, car dans des questions si controversées il est bon que les confirmations des vues nouvelles viennent de différents côtés [1]. Mais, absorbé sans doute par ses admirables travaux sur la cellule, sur sa division et sur les phénomomèmes de la fécondation, l'éminent cytologiste belge paraît avoir laissé de côté, pour le moment, ses études sur l'embryologie des Chéiroptères, ou tout au moins sur le développement de leur placenta, lequel n'a pas non plus, dans ces dernières années, fixé l'attention d'autres embryologistes, du moins à notre connaissance.

IV. — Mais, du moins, Van Beneden a engagé un de ses élèves à étudier les modifications de la muqueuse utérine pendant la gestation, chez le Murin; et ces recherches ont déjà fait l'objet d'une

1. C'est ainsi que, malgré le beau travail récemment publié par Vernhout (Instit. Zool. d'Utrecht) sur le placenta de la Taupe, nous venons de consacrer deux printemps à réunir les pièces nécessaires pour reprendre l'étude de cette même question. Malgré nos efforts, et par suite de séries malheureuses dans ces récoltes et leur envoi, nous ne pouvons encore disposer de pièces assez fraiches, assez bien conservées pour étudier les tout premiers stades de l'œuf, les stades décrits par Heape dans le mémoire analysé ci-dessus. Mais nous avons d'excellentes préparations pour tout ce qui concerne la formation du placenta depuis la première fixation du blastocyste à la muqueuse utérine. Nous pouvons dire dès maintenant que cette étude sera du plus grand intérêt, car elle nous montrera, dans l'évolution du placenta de la Taupe, des formes de transition entre ce que nous connaissons chez les Rongeurs, les Carnassiers et les Chéiroptères, et ce que nous aurons à étudier et avons déjà indiqué en passant, à plusieurs reprises, pour le placenta des Ruminants, des Solipèdes et des Pachydermes.

communication préliminaire, assez étendue, à l'*Académie royale de Belgique* [1]. L'auteur de ce travail confirme les dernières conclusions de Van Beneden sur l'origine du placenta fœtal; toutes les descriptions qu'il donne se trouvent concorder fort exactement avec les nôtres, et pourraient être suivies avec nos planches sous les yeux. Nous avons plaisir à reproduire notamment deux de ses passages.

Le premier se rapporte à l'extension (épaississement) de l'ectoplacenta (couche plasmodiale) dans la muqueuse utérine. « Cet envahissement du derme par le plasmodium s'accompagne, dit Nolf (*op. cit.*, p. 214), du refoulement complet de toutes les cellules du derme, à l'exception des vaisseaux, qui restent en place et qui se trouvent englobés par le plasmodiblaste. Il se produit là, sous l'influence de la poussée plasmodiale, une dissociation parfaite des éléments d'un tissu, telle que la dissection la plus savante ne saurait la réaliser. Cet envahissement se produit sur toute l'étendue de la surface du placenta d'une manière uniforme, de façon que le plasmodiblaste présente toujours une surface externe lisse, en rapport avec le tissu paraplacentaire refoulé. — Les vaisseaux englobés en premier lieu sont les branches artérielles [2] qui, au stade didermique, étaient étroitement appliquées sur le plasmodium. Elles se présentent actuellement dans la partie la plus profonde du plasmodiblaste sous la forme de lacunes circonscrites par l'endothélium vasculaire et entourées de toutes parts par le plasmodium fœtal. Puis, peu à peu, le plasmodiblaste, gagnant toujours en épaisseur, a englobé les branches de diamètre moins considérable, qui réunissent radiairement les capillaires artériels profonds aux veines plus superficielles. Et il se trouve bientôt que, tandis qu'au stade didermique la surface externe du plasmodiblaste répondait aux branches artérielles du réseau, maintenant ce sont au contraire les veines qui forment un réseau très compliqué appliqué contre le placenta fœtal. » (Voir nos figures 114, 122, 125, 129.)

Le second passage se rapporte à la constitution des parois de ces vaisseaux efférents, dits veines. « Nous avons décrit les dispo-

1. P. Nolf, Étude des modifications de la muqueuse utérine pendant la gestation chez le *Vespertilio murinus* (Bullet. Acad. R. de Belgique, 1895, XXX, p. 206).

2. Ces vaisseaux sont des capillaires artériels ou *afférents*; de même que, quelques lignes plus loin, par *veines* il faut entendre capillaires veineux ou efférents.

sitions générales des vaisseaux; il nous reste ici à citer les modifications histologiques que leur étude apprend. Ces modifications portent sur les troncs veineux[1] seulement. Les artères gardent leur structure de capillaires normaux. Quant aux veines, elles présentent une prolifération de leur endothélium, qui avait débuté dans les stades antérieurs et s'accentue encore ultérieurement. Cette prolifération des cellules endothéliales veineuses est surtout développée dans les sinus veineux de la périphérie du placenta. Elle acquiert en cet endroit des proportions considérables et figure de véritables bourgeons pleins, développés sur la paroi du vaisseau. Cet épaississement des parois veineuses est énorme dans certains endroits. Il déforme complètement la paroi vasculaire, et les dimensions de celle-ci sont souvent plus considérables que le diamètre du vaisseau. La lumière de la veine ne semble cependant jamais obstruée. Seulement, comme ces vaisseaux veineux décrivent, par suite de la prolifération de leurs éléments, un trajet très irrégulier, rendu plus irrégulier encore par le fait que la prolifération se fait très diversement, suivant les endroits, au point de produire par places de véritables bourgeons latéraux pleins, il est clair qu'une coupe faite dans n'importe quelle direction intéressera les vaisseaux non seulement au niveau de leur lumière, mais pourra couper ces bourgeons, qui donneront alors l'illusion d'une veine dont la cavité est bouchée. Ces parois bourgeonnantes sont souvent au contact immédiat l'une de l'autre. Il est probable que, par places, s'opèrent des fusions entre bourgeons voisins qui se creuseront plus tard... Une autre constatation digne de remarque, c'est que l'épaississement des parois veineuses est surtout accentué du côté du vaisseau opposé à la surface placentaire; la paroi veineuse accolée au plasmodiblaste le présente à un degré beaucoup moindre.

« Si l'on étudie la constitution de ces parois, on les voit formées par des cellules assez volumineuses, de forme irrégulière, qui s'imbriquent les unes dans les autres... Certaines parois veineuses sont constituées uniquement par des cellules qui dérivent directement de l'endothélium veineux préexistant et non de l'apposition de cellules du derme ambiant. » (*Op. cit.*, p. 221.)

1. Même remarque que ci-dessus, c'est-à-dire par *troncs veineux*, *troncs artériels*, entendre *larges capillaires afférents* et *larges capillaires efférents*.

3° *Description des pièces qui se rapportent au présent chapitre.*

Dans les paragraphes précédents, nous avons traité de la formation du plasmode ectoplacentaire pendant la période dite de fermeture de l'amnios et d'apparition de l'allantoïde. C'est que, nous l'avons dit, cette formation du plasmode pouvait être étudiée sans une sériation minutieuse des pièces. Mais pour examiner maintenant l'achèvement de l'amnios et le développement de l'allantoïde, il nous faut suivre ces processus, et quelques autres (état de l'utérus, dispositions de l'ensemble de l'œuf, constitution de l'embryon, etc.), en les décrivant successivement sur des pièces bien rigoureusement sériées. Puis, mis en possession des faits, nous les examinerons dans une vue d'ensemble, ainsi que nous avons procédé pour la masse amniotique, sa dislocation et son creusement.

Les pièces que nous avons à décrire et à figurer ici sont au nombre de 9, d'origines assez variées, mais toutes récoltées du 25 avril au 10 mai.

I. — La première pièce (pièce *m*) est d'un lot dont nous avons négligé de noter l'origine et la date précise de récolte. La pièce a été débitée en coupes parallèles à l'axe transversal de l'ensemble des deux cornes utérines, c'est-à-dire en coupes longitudinales, et de ces coupes nous avons reproduit celles des figures 98, 99, 100, 101 et 102 (pl. IV). La figure 99, relative à la formation du plasmode ectoplacentaire, a déjà été étudiée dans le paragraphe précédent. La figure 98 nous donne, à un grossissement de neuf fois, l'ensemble de l'utérus, de ses annexes, et de l'œuf contenu dans la corne droite. On voit que le corps jaune est dans l'ovaire droit. En comparant cette figure à la figure 79 (pl. III), qui est au même grossissement, on voit que l'utérus n'a que peu augmenté de volume; mais ce qui a très remarquablement grandi, c'est la cavité qui renferme l'œuf; elle s'est graduellement dilatée, aux dépens des parois utérines primitivement très épaisses, et dont l'épaisseur a diminué en proportion. Nous pouvons dire que ce processus continuera par la suite, de sorte que l'amincissement des parois de l'utérus est en rapport avec l'état plus avancé de développement de l'œuf, et que pendant longtemps le volume extérieur de la pièce est peu modifié, ce qui ne permet pas de juger au premier coup d'œil si un utérus est plus ou moins loin du début de la gestation.

Les figures 100 et 101 sont deux coupes de l'embryon correspondant; mais malheureusement ces coupes n'ont pas passé par un plan exactement parallèle à l'axe de l'embryon; elles sont obliques, à peu près selon l'obliquité représentée par les lignes 100 et 101 sur le schéma de la figure XXXVI qu'on trouvera ci-après (dans le texte). Mais malgré cette obliquité, ces figures nous donnent de précieux renseignements sur l'embryon et ses annexes.

Voyons d'abord l'amnios. Deux plis amniotiques marchent à la rencontre l'un de l'autre : ce sont un repli céphalique en A (à droite de la figure, cet embryon étant orienté avec la tête du côté gauche de la mère, ce qui, nous l'avons vu, n'est pas l'orientation la plus fréquente) et un repli caudal, du côté opposé. Il y a donc bien, chez le Murin, contrairement à ce qui a été décrit pour plusieurs mammifères, un repli amniotique à chaque extrémité du corps, et l'amnios ne se développe pas exclusivement par un repli, par une gaine caudale. La constitution de ces replis, à leur extrémité libre, est intéressante, et sera bien comprise en partant de ce que nous avons vu précédemment sur la figure 96 (pièce *l*). Là nous avions signalé que déjà la lame externe ou choriale de l'ectoderme semblait dépasser la lame interne, amniotique proprement dite, pour former à elle seule le sommet du pli. Cette disposition est maintenant très accentuée et, sur une longueur de trois cellules environ (de *a* à *b*, fig. 102), la lame interne, est restée en arrière (en dehors) de l'externe. Ce n'est pas à dire qu'il se prépare là un mode d'occlusion de l'amnios différent du type classique : la région *a b* de la figure 102 restera indépendante de l'amnios, ou du moins ne sera qu'une formation accessoire, surajoutée au processus de son occlusion; mais cette formation sera du plus haut intérêt au point de vue de l'embryologie comparée, car nous trouverons en elle quelque chose d'analogue à ce que nous avons appelé, chez certains rongeurs à inversion, cône ectoplacentaire et cavité ectoplacentaire. Ces homologies ne pourront devenir sensibles que sur les pièces plus avancées; pour le moment, contentons-nous de dire que la région *a b* de la figure 102 marchera à la rencontre de la formation semblable du côté opposé, et se soudera à elle, indépendamment de la soudure des plis amniotiques proprement dits (qui sont représentés par la région *c* de la figure 102), et que, en raison des rapports que présenteront ultérieurement ces diverses parties, et par homologie avec ce qui se passe chez certains rongeurs, nous

donnerons à cette région *a b*, de la figure 102, le nom de *lame supérieure* ou *externe de la cavité ectoplacentaire*. Pour le moment cette lame est composée d'une simple couche de cellules ectodermiques à limites bien dessinées; mais elle prendra plus tard, au moins en grande partie, une constitution plasmodiale. C'est que, en effet, en ce moment la production plasmodiale est à peine indiquée dans la portion d'ectoderme qui circonscrit ce qu'on peut appeler, avec Van Beneden, le *trou amniotique*, alors qu'elle est déjà bien accentuée vers la région moyenne de la zone placentaire, vers l'équateur de l'œuf (voir la figure 99).

Si nous passons à l'examen de l'ébauche de l'embryon, nous sommes tout d'abord frappés par l'extension et la puissance que présente le mésoderme. Comme la coupe (fig. 100) est légèrement oblique, la ligne primitive (*lp*) n'est pas intéressée ici sur toute sa longueur, mais se présente un peu comme sur une coupe transversale; seulement, au lieu qu'on trouve de chaque côté d'elle les parties droite et gauche de l'ébauche embryonnaire, on trouve à droite (côté A de la figure) ce qui représente la constitution de la région antérieure, et à gauche ce qui représente la constitution de la région postérieure de l'embryon (voir la ligne 100 sur le schéma de la fig. XXXVI ci-après dans le texte). On voit donc que, en avant de la ligne primitive, le mésoderme adhère encore sur une certaine étendue (de *a* à *c*) à l'endoderme, duquel il tire en partie son origine; puis il devient libre et forme deux prolongements, l'un supérieur (*m a*) pour l'amnios, l'autre inférieur, pour la vésicule ombilicale (*m o*; comparer avec la figure 96). Notons que ces prolongements sont formés chacun d'une seule lame, non clivée, c'est-à-dire non divisée encore en somatopleure et splanchnopleure. — En arrière de la ligne primitive (partie gauche de la figure), le mésoderme adhère aussi un certain temps à l'endoderme (de *b* à *d*, fig. 100), puis devient libre, et donne pareillement naissance à des prolongements, et pour l'amnios et pour la vésicule ombilicale. Mais deux particularités sont à signaler. L'une est que le prolongement destiné à la vésicule ombilicale descend très bas, plus bas que la limite de la figure; c'est que, en effet, le mésoderme a plus d'étendue en arrière qu'en avant de l'embryon. L'autre particularité, très importante, est que le mésoderme commence à se cliver; une fente, premier rudiment de la cavité pleuro-péritonéale, apparaît en *pp*, c'est-à-dire précisément dans l'angle de séparation entre

le prolongement mésodermique amniotique et le prolongement ombilical. C'est donc en arrière (et sur les côtés) qu'apparait le premier indice du cœlome. Nous préciserons mieux ces dispositions dans une étude d'ensemble où nous procéderons par reconstruction des pièces à l'aide des coupes sériées. La figure 102, en *pp*, montre comment ce clivage commence à se poursuivre dans le prolongement mésodermique de l'amnios, prolongement dont on peut suivre la constitution de *pp* à *d*, où il est clivé, puis de *d* à *e*, où il n'est pas clivé, mais composé de deux couches de cellules, et enfin en *e* et au delà de *e*, où il n'est que d'un seul rang de cellules.

La figure 101, qui est une coupe parallèle à la précédente, mais passant entièrement en dehors de l'axe médian, et en même temps plus en avant, vu l'obliquité de cette série de coupes, nous montre des dispositions ne différant des précédentes que par les détails suivants : il n'y a plus trace de la ligne primitive ; le mésoderme est libre, sauf sur une petite étendue (*b c*) où il adhère encore à l'endoderme ; il n'y a pas de clivage du mésoderme ; donc la production du cœlome commence sur une étendue très restreinte (voir les schémas XXXVI et suivants, ci-après, dans le texte).

II. — La seconde pièce (pièce *n*) est du même lot que la précédente, c'est-à-dire dont ni l'origine ni la date précise de récolte n'ont été notées. Débitée également en coupes longitudinales, elle a donné des sections légèrement obliques, et de plus un certain nombre de coupes, disloquées, mal collées sur la lame porte-objet, ont été perdues, de sorte que cette pièce présente de nombreuses lacunes. Mais ces coupes étaient excellentes au point de vue de l'étude histologique des annexes ; aussi les avons-nous utilisées pour l'examen de l'ectoplacenta (voir ci-dessus la description de la figure 110, qui est du point *a* de la fig. 103). Pour l'ébauche embryonnaire, nous n'en avons donné qu'une figure (fig. 103), mais qui est importante, en ce que, homologue de celle de la figure 100, elle nous montre les progrès du clivage mésodermique à la partie postérieure de l'embryon (en *pp*) et l'apparition de l'allantoïde sur la paroi interne de la cavité du cœlome ainsi produit (*Al*). L'allantoïde est à ce premier début sous la forme d'un bourgeon mésodermique plein très étendu dans le sens transversal (voir ci-après la figure 105 G et 113 G) et dans le sens antéro-postérieur (fig. 103), car dans ce sens il forme un épaississement aussi bien de la lame mésodermique interne de l'amnios, que de la splanchnopleure (lame mésodermique interne

de la vésicule ombilicale). A vrai dire, cette formation allantoïdienne était déjà indiquée dans la pièce précédente (fig. 100). Là où est apparu sur cette pièce le premier clivage du mésoderme (en *pp*), la coupe porte déjà sur le bourgeon allantoïdien, dessiné par l'épaississement mésodermique répondant au point de départ des prolongements amniotique et ombilical du mésoderme, de sorte qu'on peut dire que l'allantoïde est déjà indiqué avant le moment ou exactement au moment où se produit la cavité cœlomique dans laquelle il doit faire saillie. Il existe alors, à l'extrémité postérieure de la ligne primitive, un épaississement mésodermique qui contient à la fois le bourgeon allantoïdien et la lame de somatopleure correspondante; par le clivage qui se produit en ce point, les cellules les plus superficielles de cet épaississement mésodermique se séparent et forment la lame somatopleurique en question, tandis que le reste de l'épaississement, sa plus grande masse, représente le bourgeon allantoïdien.

Cette pièce *n* (fig. 103) nous a encore donné la figure 107, relative à l'apparition des îlots sanguins; nous en ferons l'étude à propos de la pièce suivante, où ce processus est plus avancé, ce qui nous permettra de mieux en suivre les progrès.

III. — La troisième pièce (pièce *o*) est d'un lot de Murins récoltés en Touraine le 25 avril. Débitée en coupes transversales, c'est-à-dire perpendiculairement à l'axe des cornes utérines, cette pièce nous a montré que le corps jaune siège dans l'ovaire gauche, et que l'embryon est orienté avec la tête tournée vers le côté droit de la mère (regardant l'ovaire droit, c'est-à-dire l'ovaire qui ne renferme pas le corps jaune). Cette pièce est étudiée dans les figures 104, 105, 106, 108. La figure 104 donne une vue d'ensemble de l'œuf, supposé isolé de ses connexions avec le terrain maternel. On voit que l'amnios n'est pas encore fermé, et que (en *b*) il y a encore un trou amniotique. Nous avons négligé de figurer les particularités de ce trou, particularités peu visibles à ce faible grossissement, et nous nous réservons de les examiner sur d'autres pièces, plus favorables à cette étude. Sur la présente pièce nous n'étudierons que certains détails de l'ensemble de l'œuf (fig. 104 et 106), puis quelques détails de l'ébauche embryonnaire (figure 105, A-G), et enfin des particularités afférentes à l'endoderme et à la production des îlots sanguins (fig. 108).

Ensemble de l'œuf. — La figure 104, qui est à un grossissement de 21 fois, doit être comparée à la figure 95 (pl. III), en notant

que celle-ci était à un grossissement de 35 à 40 fois. On voit donc que l'œuf a notablement augmenté de volume. La puissance acquise par la formation ectoplacentaire est surtout notable : elle est épaisse et son extension en surface va en haut jusqu'au trou amniotique (*b*) et en bas (*c*) jusqu'à mi-chemin entre l'équateur et le pôle inférieur de l'œuf. La *zone polaire inférieure*, qui n'a pas donné et ne donnera pas ultérieurement naissance à une formation ectoplacentaire, représente ce qu'on peut appeler la région lisse, libre, non adhérente de l'œuf. Elle répond au coussin villeux, aux saillies villeuses interglandulaires de la paroi inférieure de la cavité utérine (voir ces dispositions sur la figure 111, pour la pièce suivante), mais elle n'adhère que peu à ces villosités, et se trouve même, le plus souvent, sur les coupes, bien détachée et assez éloignée d'elles, sans que nous puissions affirmer si cette disposition est normale ou en partie artificielle. Sa constitution (fig. 106) est très simple : la paroi de l'œuf est encore ici, et demeurera longtemps constituée uniquement de l'ectoderme (*ex*, fig. 106) en une couche de cellules plus larges qu'épaisses, et de l'endoderme formé d'une mince couche de cellules très aplaties, à noyaux fusiformes sur la vue en coupe (*in*, fig. 106) : car le mésoderme ne s'est pas encore insinué dans cette partie de l'œuf; une question importante sera de voir, plus tard, jusqu'où il s'insinue dans cette région didermique. Pour le moment ce mésoderme ne descend pas plus bas que l'équateur de l'œuf, c'est-à-dire n'atteint même pas la limite inférieure de la formation ectoplacentaire (fig. 104).

Puisque nous venons de parler du mésoderme, faisons remarquer que, sur cette figure 104, il est clivé dans toute sa portion extra-embryonnaire, c'est-à-dire en haut, au niveau de l'amnios, et en bas, au niveau de la vésicule ombilicale. Mais cette disposition ne se réalise pas encore dans toutes les régions de l'œuf; elle existe dans ses trois quarts postérieurs en effet, mais non dans sa région la plus antérieure : là la lame mésodermique de l'amnios est encore simple, comme nous allons le voir avec les figures 105 A et 105 B.

Enfin sur cette vue d'ensemble de l'œuf, nous constatons (en *s*, *s*, fig. 104) la place où apparaissent les premiers îlots vasculaires que nous étudierons dans un instant.

Ébauche embryonnaire. — La figure 105, dans la série des coupes représentées en A-G, donne une idée assez complète de l'état de

l'ébauche de l'embryon. Ces coupes se succèdent de la région antérieure vers la postérieure.

En A, nous avons une coupe de la région toute antérieure ; il faut y remarquer : 1° que le mésoderme intra-embryonnaire présente une fente de clivage (en *p*) ; c'est le premier indice de la portion péricardique du cœlome ; nous nous expliquerons plus tard, dans une étude d'ensemble du mésoderme, sur la production et l'extension de ce cœlome péricardique (voyez le schéma O, ci-après dans le texte), qui en ce moment n'existe que par ses portions latérales, c'est-à-dire ne s'est pas encore étendu jusqu'à la ligne médiane ; 2° la lame mésodermique de l'amnios n'est pas encore clivée (en *m a*) ; nous venons de dire, en effet, quelques lignes plus haut, à propos de la figure 104, que le cœlome extra-embryonnaire (cœlome externe) existe bien au niveau des régions postérieures de l'embryon, mais non au niveau de sa partie antérieure.

En B, qui est une coupe située cependant assez en arrière de la précédente (30 coupes, épaisses chacune de 1/100 de millimètre séparent la région A de la région B), les parties sont cependant disposées à peu près comme précédemment : la lame mésodermique de l'amnios est encore simple, sans clivage ; dans l'embryon, le cœlome péricardique est déjeté tout à fait sur les limites externes de l'aire embryonnaire ; nous sommes là en effet tout contre la région où le cœlome interne se continue avec le cœlome externe, dont il est un prolongement.

En C (coupe qui passe immédiatement en avant de la tête de la ligne primitive), on ne voit plus de cœlome interne, mais par contre le cœlome externe existe.

En D, nous avons une coupe de l'extrémité antérieure de la ligne primitive (*pp*).

En E, la coupe passe par la région moyenne de la ligne primitive, qui présente ici la dépression longitudinale dite gouttière primitive (en *lp*).

En F, la coupe passe par l'extrémité postérieure de la ligne primitive, tout près de la base du repli amniotique postérieur (voir la ligne F de la figure 103).

Enfin en G, la coupe passe en arrière de l'extrémité postérieure de la ligne primitive, et en arrière de l'amnios (voir comme repère la ligne G de la figure 103), et intéresse par conséquent le large bourgeon mésodermique de l'allantoïde (*Al*).

Ces rapides indications suffiront pour donner une idée de la constitution de l'embryon à ce moment, sans que nous nous arrêtions à décrire certaines particularités qui sautent aux yeux à l'inspection de ces figures, comme par exemple les différences d'épaisseur de l'ectoderme correspondant à la formation des lames médullaires, les dispositions diverses du mésoderme selon les régions, les replis amniotiques (voir le trou amniotique présent seulement sur la coupe C), etc.

Production des îlots sanguins. — C'est sur la présente pièce, sur celle qui la précède et sur celle qui la suit que nous avons pu suivre la formation des îlots sanguins, c'est-à-dire l'apparition du feuillet vasculaire. Mais, pour éviter d'émietter cette étude, nous la ferons ici en rapprochant les faits observés sur cette série de trois sujets. Ces faits démontrent que les îlots sanguins proviennent de l'endoderme, dont ils se détachent, de façon à se trouver interposés entre lui et le mésoderme.

Cette production des îlots sanguins se fait, on le sait, en dehors de l'embryon, dans l'aire vasculaire, c'est-à-dire dans la région de la vésicule blastodermique située sur les côtés et en arrière de l'ébauche embryonnaire. Sur les coupes de la pièce *n* (fig. 103), nous avons été assez heureux pour surprendre les premiers phénomènes qui préludent à cette production. C'est ce que montre la figure 107. C'est une coupe de l'endoderme et du mésoderme un peu au-dessus de l'équateur de l'œuf. Le mésoderme, surpris dans son mouvement d'extension du centre à la périphérie, entre l'endoderme et l'ectoderme (ce dernier non figuré ici), nous présente en *ms* son bord libre, où il n'est encore constitué que par une seule couche de cellules ; un peu plus haut il est de deux couches, qui, plus haut enfin, se séparent par le clivage qui produit le cœlome externe (*pp*). L'endoderme est formé de larges cellules, d'aspect fusiforme allongé sur les coupes. Or, par places, on voit, interposés entre ces cellules fusiformes, des éléments cubiques, aussi hauts que larges, dont le corps protoplasmique et surtout le noyau sont plus granuleux et plus colorés que dans les éléments voisins (en *v*, fig. 107). Bien plus, on voit quelques-unes de ces cellules cubiques entrer en division caryocinétique, et l'axe du fuseau de division, l'orientation des filaments de chromatine, est telle qu'elle indique que cette multiplication va aboutir non pas à l'extension en surface de l'endoderme, mais à son accroissement

en épaisseur. En un mot, la figure caryocinétique fait prévoir que la division cellulaire donnera de nouveaux éléments qui, au lieu de s'intercaler entre ceux qui existent déjà, sortiront du rang pour se disposer à la surface de l'endoderme. C'est vers sa surface externe, entre lui et le mésoderme, qu'ils vont se placer, comme le montre le stade suivant.

En effet, sur la figure 108, qui cette fois est de la pièce *o* (fig. 104), nous trouvons ces jeunes cellules dans la place sus-indiquée. Ici le mésoderme est un peu plus avancé dans son développement; il descend plus bas (fig. 104), son clivage est bien net; il est divisé sur une grande étendue en splanchnopleure (1) et en somatopleure (2), laquelle commence à présenter des épaississements (3) qui pénètrent dans les dépressions de la face interne de l'ectoplacenta (non figuré ici). Les îlots sanguins sont représentés (en *v*, *v*), et on voit, dans les divers aspects qu'ils présentent, toutes les phases de leur production dans l'endoderme, de leur saillie à sa face externe, et de leur isolement entre lui et la splanchnopleure. La place où ils se dessinent sur une coupe d'ensemble a été indiquée en *s*, *s*, sur la figure 104, un peu schématiquement, c'est-à-dire avec un contour plus arrêté qu'ils ne l'ont réellement à un faible grossissement.

Enfin sur la figure 109, qui est de la pièce *p* (étudiée ci-après), les dispositions sont les mêmes, mais plus accentuées par places. En *c*, on voit un îlot sanguin formé d'un grand nombre de cellules, qui, soit normalement, soit plutôt par accident de préparation, ne sont pas tassées les unes contre les autres, mais légèrement dispersées; en *h*, est un îlot de nouvelle production, tout à fait aux premières phases; enfin en *a* est une cellule endodermique en voie de division; mais cette fois l'orientation de la caryocinèse est telle qu'elle ferait croire plutôt à un processus d'accroissement en surface de l'endoderme qu'à la production d'un îlot sanguin.

Les transformations ultérieures de ces productions ne laissent pas de doute sur leur signification réelle. Ce sont bien les îlots sanguins de l'aire vasculaire. Cependant, nous ne poursuivrons pas ici leur étude, la réservant pour un travail ultérieur. Nous avons seulement voulu profiter d'une occasion singulièrement favorable pour mettre en évidence une interprétation que nous soutenons depuis longtemps, à savoir l'origine endodermique du

feuillet vasculaire. Nous aurons cependant à y revenir à propos de l'origine de l'endothélium du tube cardiaque.

On sait que l'origine des îlots sanguins a été très diversement interprétée. Ce n'est pas ici le moment de présenter l'historique de la question. Mais nous devons cependant indiquer que ce que nous venons de décrire chez le Murin concorde avec les dispositions que nous avons antérieurement figurées pour le blastoderme du Poulet. Tandis que nombre d'embryologistes assignent au feuillet moyen le rôle de donner naissance aux îlots sanguins (îlots de Wolff), quelques-uns, parmi lesquels il faut citer His, Uskow [1] et Vialleton, font provenir ces îlots du parablaste ou rempart germinatif, c'est-à-dire de la partie du germe que j'ai appelée, en 1884, *endoderme vitellin* [2]. Vialleton a récemment décrit la formation d'un germe sanguin dans ce parablaste, recouvert seulement de l'ectoderme, c'est-à-dire en dehors du bord libre du mésoderme, de sorte qu'il est impossible d'invoquer une participation du mésoderme à la production de cet îlot [3].

Déjà, en 1889, dans notre *Atlas d'embryologie*, nous avions figuré des dispositions analogues (voir notamment la fig. 201, pl. XII, du dit atlas) et bien affirmé, dans l'explication des planches, que l'apparition des îlots de Wolff se fait à la surface de l'endoderme vitellin. Or l'endoderme vitellin fait suite à l'endoderme proprement dit, et n'en diffère que par la non-individualisation du protoplasma en corps cellulaire distinct autour de chaque noyau ; c'est un endoderme à l'état plasmodial, et cet état résulte de ce que, dans l'œuf d'oiseau, la segmentation du protoplasma après multiplication des noyaux n'atteint que très tardivement cette partie du vitellus.

Mais chez les mammifères, où la segmentation est totale et rapide, aucune partie de l'endoderme ne demeure à l'état dit de parablaste ou d'endoderme vitellin. C'est pourquoi les éléments formateurs des îlots de Wolff dérivent directement de cellules endodermiques.

Chez les oiseaux comme chez les mammifères, les îlots de Wolff

1. N. Uskow, *Die Blutgefässkeime* (Mém. de l'Acad. imp. des Sc. de St-Pétersbg., 1887, t. XXXV, n° 4).

2. Mathias Duval, *Études histologiques et morphologiques sur les annexes des embryons d'oiseaux* (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, 1884). Voir aussi la note récente de Rabaud sur cette question (*Soc. de Biologie*, 23 nov. 1896, p. 985).

3. Vialleton. *Sur l'origine des germes vasculaires dans l'embryon de poulet* (*Anatomischer Anzeiger*, 1892, n°s 19-20).

se composent de cellules périphériques qui deviendront paroi vasculaire, et de cellules centrales qui deviendront globules du sang embryonnaire ; nous n'avons pas suivi ici ces différenciations d'éléments, nous contentant d'insister sur leur origine commune endodermique [1].

IV. — La quatrième pièce (pièce *p*) est d'un lot de Murins récoltés en Touraine au 25 avril. Débitée en coupes transversales (perpendiculaires à l'axe des cornes utérines et par suite à l'axe de l'embryon lui-même), cette pièce nous a montré que le corps jaune est dans l'ovaire gauche, et que la tête de l'embryon est dirigée vers le côté gauche de la mère, c'est-à-dire vers l'ovaire dont provient cet œuf. Sur cette pièce, nous avons déjà étudié la constitution de l'ectoplacenta (fig. 114, 115) ; nous venons d'examiner l'état de ses îlots sanguins (fig. 109). Il nous reste à étudier l'ensemble de l'œuf (fig. 111 et 112) et la constitution générale de l'embryon (fig. 113, A-G).

La figure 111 représente l'ensemble de la corne utérine et de l'œuf au grossissement de 9 fois ; pour juger de l'accroissement des parties, de l'amincissement des parois utérines, de la puissance acquise par la formation ectoplacentaire, de la marche des plis amniotiques l'un vers l'autre, il faut la comparer à la figure 86 (pl. III) et tenir compte de ce que celle-ci était au grossissement de 12 fois. On verra ainsi que l'utérus n'a pas subi une augmentation de volume très accentuée, mais que sa cavité, occupée par l'œuf, est devenue notablement plus spacieuse. La formation ectoplacentaire est maintenant assez épaisse pour être bien visible même à un si faible grossissement ; de même on distingue très bien les diverses couches de la muqueuse utérine (couche claire, couche compacte) telles que nous les avons étudiées avec la figure 114.

De même la figure 112, qui représente l'ensemble de l'œuf, supposé dégagé de toutes les parties utérines, sera suffisamment intelligible en la comparant à la figure 104 (qui est au même grossissement de 21 fois) et cette comparaison nous dispensera de toute description.

Nous passons donc à un examen rapide de la constitution de l'embryon d'après la série des coupes A-G de la figure 113, ces

1. On trouvera de précieuses indications sur ces bourgeons vasculaires pleins et leur creusement chez les mammifères, dans le mémoire de H. Martin, *Recherches anatomiques et embryologiques sur les artères coronaires du cœur*, Paris, 1894.

coupes étant disposées en allant de la région céphalique à la région caudale de l'embryon.

En A, nous avons une coupe qui passe par l'extrémité antérieure de l'embryon (voir la ligne A A, sur la fig. 117). Il n'y a pas encore de cœlome externe à ce niveau (le prolongement amniotique du mésoderme n'est pas clivé), mais le cœlome intra-embryonnaire, le cœlome péricardique (*p*) a atteint la ligne médiane (comparer avec la coupe A de la fig. 105).

En B, la coupe passe par l'extrémité antérieure de la future gouttière intestinale (intestin antérieur, voir la ligne BB de la fig. 117, pl. V), et nous montre le cœlome interne rejeté de chaque côté de la ligne médiane.

En C, c'est-à-dire environ 10 coupes plus en arrière, nous trouvons une gouttière médullaire et des lames médullaires mieux dessinées que nous ne les avions vues jusqu'ici. Le cœlome interne est rejeté de plus en plus en dehors et se continuera un peu plus en arrière avec le cœlome externe.

En D, c'est-à-dire à peu près à mi-chemin entre l'extrémité antérieure de l'embryon et l'extrémité antérieure de la ligne primitive, nous trouvons enfin le cœlome externe (*p e*), dans lequel est venue se jeter la portion ci-dessus existante du cœlome interne; nous trouvons de plus une première indication de la formation de la corde dorsale (*ch*), qui se forme par une dépression en gouttière de l'endoderme sur la ligne médiane, gouttière dont les bords s'affronteront plus tard.

En E, la coupe porte sur la partie moyenne de la ligne primitive (*l p*) ; de chaque côté de la gouttière primitive sont les lames médullaires.

En F, la coupe porte sur l'extrémité postérieure de la ligne primitive. L'épaississement mésodermique latéral (A*l*) appartient à l'allantoïde, dont le bourgeon mésodermique a une grande étendue latérale (voir la ligne F, sur la fig. 118).

Enfin en G, qui est une coupe très voisine de la précédente (seulement sept coupes interposées), nous sommes tout à fait sur l'extrémité postérieure de l'amnios, qui est coupé au niveau de la base du repli caudal (A*m*), et nous voyons le bourgeon allantoïdien dans tout son développement (voir la ligne G, sur la fig. 118).

Ces rapides indications suffisent pour donner une idée de la constitution de l'embryon, surtout en comparant la série de la

figure 113 à la série de la figure 105. Certaines questions importantes, comme la disposition du cœlome, l'apparition de la corde dorsale, seront reprises plus loin dans une étude d'ensemble.

V. — La cinquième pièce (pièce *q*) est encore du lot récolté en Touraine au 25 avril. Avec elle commence une série de pièces qui ont été débitées en coupes parallèles à l'axe des cornes utérines, c'est-à-dire ont donné des coupes longitudinales de l'embryon. Sur la présente pièce, le corps jaune était à gauche ; la tête de l'embryon était tournée à droite. Nous ne donnerons pas de coupe de vue d'ensemble de l'utérus ; elle serait intermédiaire à celle de la figure 98 et à celle de la figure 119. Nous nous contenterons d'étudier l'embryon et son amnios.

La figure 116 (pl. V) est une coupe médiane, axiale de l'embryon, représentée à un grossissement d'environ 45 fois. Pour en finir tout de suite avec l'amnios, faisons remarquer que : 1° le trou amniotique (*bb*) n'est pas encore fermé ; ce trou est situé à peu près vers le milieu du dos de l'embryon, c'est-à-dire que les replis amniotiques céphalique et caudal sont à peu près égaux chez le Murin, prennent une part à peu près égale à la formation de l'amnios, contrairement à ce qui a été décrit pour nombre d'autres mammifères ; 2° le prolongement mésodermique du repli amniotique postérieur est déjà, et cela depuis les stades précédents (voir la fig. 105 en D, E, F, G, et la fig. 113 en E, F, G), clivé et dédoublé en une lame externe ou choriale et une lame interne ou amniotique proprement dite. Le prolongement mésodermique du repli antérieur qui, jusqu'à présent, était simple (voir fig. 105, A, B, et fig. 113, A, B, C), commence seulement à se cliver et se dédoubler (fig. 116 et 117, en *p e*), le cœlome externe, qui existe depuis longtemps en arrière et sur les côtés de l'embryon, se prolongeant maintenant en avant de lui.

L'embryon est coupé assez exactement selon son plan médian antéro-postérieur, parce qu'il ne présente pas encore ces courbures latérales qui, dans les stades ultérieurs, rendront impossible la réalisation de coupes longitudinales passant dans tout leur trajet par la ligne médiane. C'est seulement tout à fait en arrière (en *x*, *x*) que la coupe s'écarte un peu du plan médian et entame la lame mésodermique latérale. Cet embryon est à un stade très voisin de celui de la pièce *p* (fig. 111, 112, 113), mais cependant un peu plus avancé ; nous pourrons cependant, en l'examinant d'avant en

arrière, retrouver à peu près la concordance entre les régions successives de cette coupe longitudinale et la série des coupes transversales de la figure 113. Il est surtout intéressant d'étudier l'extrémité céphalique et l'extrémité caudale.

L'*extrémité céphalique* de la figure 116 a été reprise, à un grossissement de 300 fois, dans la figure 117. Elle nous montre la première indication (en 1) de la dépression du capuchon céphalique qui, en s'accentuant, arrivera à dessiner le cul-de-sac connu sous le nom d'intestin antérieur (voir ci-après les fig. 123, 128, 130). En avant de ce capuchon, entre lui et la base du pli amniotique, est (coupée par la ligne AA) la portion de feuillet blastodermique qui, en se recourbant en arrière, viendra plus tard former la paroi antérieure ou ventrale de cet intestin antérieur ; on y trouve, entre l'ectoderme et l'endoderme, une lame mésodermique, creusée d'une cavité cœlomique (*p*), qui est le cœlome péricardique (voir la fig. 113, en A ; la ligne AA indique en effet la partie de fig. 117 à laquelle répond la fig. 113, A) ; cette lame mésodermique se continue en avant avec le mésoderme extra-embryonnaire, mais le cœlome péricardique ou interne ne se continue pas ici avec le cœlome externe qui commence à s'étendre dans le repli amniotique. Cette lame mésodermique simple (2, fig. 117), allant en avant de la tête (plus tard au-dessous d'elle), du cœlome interne au cœlome externe, est quelque chose de tout particulier, dont les modifications ultérieures mériteront la plus grande attention. Contentons-nous pour le moment de la désigner sous le nom de *lame mésodermique proamniotique*, si singulière et même, au premier abord, si absurde que puisse paraître cette dénomination, puisque ce qui caractérise précisément le proamnios, c'est de ne pas contenir de mésoderme. Enfin, pour achever l'étude de cette extrémité céphalique, disons que, de même que la ligne AA indique le niveau qui correspond à la figure 113 A, de même la ligne BB indique le niveau de la coupe représentée dans la figure 113 B. En comparant ces sections longitudinale et transversale de deux embryons à peu près au même degré de développement, il sera facile de se faire une idée de la constitution de l'extrémité céphalique à ces stades. — Si, à l'extrémité droite de la figure 117, on voit apparaître un peu de mésoderme (en *ms*), c'est que la coupe ici figurée sortait légèrement à ce niveau du plan médian pour entamer le mésoderme latéral (voir la ligne *x* sur la coupe C de la fig. 113).

L'*extrémité caudale* a été semblablement reprise, à un grossissement de 300, dans la figure 118. Cette figure nous présente d'une part des détails qui ont à peine besoin d'être indiqués, tant ils sont évidents et faciles à interpréter de par les descriptions des pièces précédentes (voir particulièrement la fig. 103), et d'autre part une particularité nouvelle. Les premiers détails sont relatifs à l'allantoïde (A*l*), dont le gros bourgeon mésodermique n'a pas besoin de nouvelle description, et à la base du repli amniotique ; pour tout cela, il nous suffira de faire remarquer que les lignes F et G marquent à peu près le niveau qui correspond aux coupes F et G de la figure 113. Quant à la particularité nouvelle à signaler, nous pouvons en aborder l'étude en faisant remarquer que sur les coupes F et G de la figure 113, qui portent la première sur l'extrémité postérieure de la ligne primitive, et la seconde un peu en arrière de cette extrémité, il y a, sur la ligne médiane, du mésoderme interposé entre l'ectoderme et l'endoderme, tandis que sur la figure 118, précisément dans l'aire, et encore un peu plus en avant de l'aire marquée par les lignes F et G, il n'y a plus de mésoderme, et les éléments ectodermiques sont directement superposés aux endodermiques, avec épaississement notable de ces deux feuillets. C'est que, en effet, le mésoderme a disparu ici dans une petite zone circulaire ; il semble s'être retiré tout autour de cette zone, dont il aurait été chassé par les épaississements de l'ectoderme et de l'endoderme. Il se forme ainsi un trou dans le mésoderme, et nous le désignerons sous le nom de *trou mésodermique ano-génital*. C'est qu'en effet, cette petite aire ou zone, dans laquelle ectoderme et endoderme épaissis arrivent au contact, sans interposition de mésoderme, répond à la région du cloaque, à la future membrane épithéliale ano-génitale, au futur orifice de l'intestin postérieur.

Quant à l'explication provisoire que nous venons de donner de la formation de ce trou mésodermique, nous la regardons plutôt comme un moyen de décrire les dispositions constatées, que comme une explication réelle. On pourrait aussi dire que le mésoderme constaté antérieurement dans cette région (coupes F et G de la fig. 113) n'est pas encore du mésoderme bien nettement différencié; nous sommes là sur la ligne primitive, en présence de cellules qui sont encore dans un état indifférent, quant à celui des trois feuillets auquel elles vont définitivement appartenir. On pourrait donc dire

que le trou mésodermique ano-génital (cloacal) se produit simplement parce que, après avoir donné pendant longtemps naissance à du mésoderme, cette partie de la ligne primitive cesse d'en produire, et que finalement ses éléments se différencient uniquement en ectoderme et en endoderme, sans interposition de mésoderme. Ce sont là des questions que nous examinerons dans une étude générale sur la gastrula et sur la signification de la ligne primitive.

VI. — La sixième pièce (pièce *r*) est d'un lot récolté dans le midi de la France (Avignon), le 8 mai. Débitée, comme la précédente, en coupes longitudinales, cette pièce nous a montré que le corps jaune est dans l'ovaire droit, et que l'embryon est orienté avec la tête tournée vers le côté droit (voir la fig. 119). De cette pièce nous avons déjà étudié la figure 125 pour analyser la constitution de l'ectoplacenta à ce stade. Avec les figures 119 à 124, nous allons examiner les dispositions de l'amnios, de l'embryon, et de l'ensemble de l'œuf.

La figure 119 représente l'ensemble de l'utérus et de l'œuf qu'il renferme, au grossissement de 9 fois. En comparant avec la figure 98, qui est au même grossissement, on voit que l'accroissement de l'ensemble de l'utérus est toujours peu notable, comparativement au grand développement de sa cavité et de l'œuf qu'elle contient. Bientôt cette cavité va occuper toute la longueur de la corne droite, puis arriver à la cavité de la corne gauche et la faire participer à son ampliation. On remarquera, sur cette figure, que les limites inférieures de l'ectoplacenta correspondent précisément au niveau où les portions droite (1, fig. 119) et gauche (2) du canal utérin viennent s'ouvrir dans la portion dilatée de ce canal. Quand tout le canal utérin aura subi cette dilatation, ce niveau sera alors marqué par l'embouchure des canaux tubaires. Jamais, du moins chez le Murin (nous verrons des dispositions différentes chez le rhinolophe), le placenta ne descend au-dessous de ces embouchures.

La figure 120 est une vue d'ensemble de l'œuf, supposé dégagé de la cavité utérine, à un grossissement de 21 fois. On remarquera que le mésoderme extra-embryonnaire ne descend pas encore jusqu'au niveau de la limite inférieure (*b b*) de l'ectoplacenta; il s'arrête en *a a*; toute la portion de l'œuf située au-dessous de ces points (hémisphère inférieur) est donc encore simplement didermique (ectoderme et endoderme), l'ectoderme formant encore, sur cette pièce, quelques légers épaississements villiformes dans cet

hémisphère inférieur (voir fig. 120). Les autres parties de cette figure s'interprètent à la simple inspection, ou vont être expliquées par l'étude des figures suivantes.

La figure 121, qu'il faut étudier en la comparant avec la figure 116, représente la région amniotique et embryonnaire reprise à un grossissement de 45 à 50 fois. Elle va être le point de départ de l'étude de l'amnios et de l'embryon.

Amnios. — La lame mésodermique est complètement clivée dans le repli amniotique postérieur; le clivage n'est pas encore achevé dans le repli antérieur. En dehors de ce détail, qui ne diffère pas de ce que nous avons vu sur les figures 116 et 117, la partie qui doit attirer notre attention est l'orifice amniotique, c'est-à-dire l'extrémité des replis amniotiques (*a*, *b*, *c*, fig. 121) sur le point de se rejoindre et de clore la cavité amniotique. Sur la figure 121, on reconnaît déjà, malgré le faible grossissement, que cette extrémité des plis amniotiques est formée de parties diverses, dont la signification sera facilement intelligible, si l'on veut bien se reporter d'abord à ce que nous avons dit, à propos de la figure 102 (pl. IV), sur la première apparition de ces parties (*lame externe de la cavité ectoplacentaire, pli amniotique proprement dit*, voir la description de la pièce *m*). On reconnaît en effet ici (fig. 121) la lame supérieure ou externe de la cavité ectoplacentaire en *b*, tandis que en *c* se dessine, quoique peu accentuée encore, la saillie du pli amniotique terminal proprement dit. Ces parties sont reprises, à un fort grossissement, dans la figure 122, qui permet d'en étudier la constitution.

On voit (fig. 122) que la lame supérieure ou externe de la cavité ectoplacentaire, laquelle était précédemment (fig. 102) formée de cellules ectodermiques à limites bien dessinées (cytoblaste), s'est maintenant partiellement transformée en plasmode, ou a donné naissance à une couche de plasmode (*a*, fig. 122) qui rampe sur la surface utérine depuis longtemps dénudée de son épithélium, et qui marche à la rencontre d'une lame semblable venue du côté opposé, en se comportant vis-à-vis des capillaires utérins comme se comportaient, tout au début (fig. 83, 88, 89, 90), les premières poussées plasmodiales de l'ectoderme. En *b* reste encore une portion demeurée à l'état de cytoblaste. Enfin, plus en dehors, plus excentriquement (plus à droite sur la fig. 122), on voit bien se dessiner ce qui mérite le nom de pli amniotique proprement dit (en *c*). Lorsque précédemment, en étudiant la pièce *m*, nous avions donné ce

nom de pli amniotique proprement dit à la partie *c* de la figure 102, cette expression pouvait ne paraître guère justifiée, car il n'y avait pas encore de pli dessiné dans cette région; elle est justifiée dès maintenant, et le sera de plus en plus par la suite, puisque dès ce moment nous voyons se dessiner le pli *c* (fig. 122), dans la concavité duquel on voit que le mésoderme amniotique va se placer, et c'est par ces parties que se produira l'occlusion de la cavité amniotique proprement dite.

Pour justifier ce qui précède et éviter d'émietter une étude qui sera d'autant plus claire qu'on passera plus immédiatement d'un stade à l'autre, nous allons tout de suite examiner ce que deviennent ces parties sur un embryon un peu plus avancé, celui qui va être dans un instant analysé sous le nom de pièce *s*. Dans la figure 128 (pl. V) on voit, en *a*, que les deux portions latérales de la lame supérieure de la cavité ectoplacentaire se sont rejointes et soudées de façon à former une seule lame continue. Sur la figure 132, on reconnaît, à un grossissement de 400 fois, la constitution plasmodiale de cette lame, avec les gros noyaux clairs caractéristiques du plasmode ectoplacentaire. Au-dessous (*c*, *c*, fig. 128 et 132) sont les plis amniotiques proprement dits, parfaitement caractérisés comme tels, et contenant leur doublure mésodermique. Remarquons en passant que ce mésoderme est largement clivé (en *pe*, fig. 132) dans le pli amniotique postérieur (moitié droite de la figure), tandis que ce clivage s'achève à peine dans le pli amniotique antérieur (moitié gauche de la figure); en effet, nous avons toujours trouvé, dans tous les stades précédents, un retard notable du mésoderme amniotique antérieur sur le postérieur.

Maintenant supposons que les deux replis amniotiques *c*, *c*, des figures 128 et 132, viennent à se rejoindre et à se souder; c'est alors seulement qu'on pourra dire que l'amnios s'est occlus. Nous constaterons cet état dans un stade ultérieur dont il n'y a pas inconvénient à remettre l'étude à plus tard (voir les fig. 135 et 171 de la pl. VI). Pour le moment, contentons-nous de constater que, de par le fait de cette soudure des vrais replis amniotiques, et de par le fait de la soudure antérieure des lames plasmodiales qui les surmontent (*a*, *a*, fig. 122, 128, 132), une étroite cavité se trouvera formée au niveau de l'ombilic amniotique, entre les replis amniotiques proprement dits, devenus continus, et la lame supérieure ou externe de la cavité ectoplacentaire depuis longtemps

continue (fig. 128). C'est précisément cette cavité, en forme de fente, qui doit porter le nom de *cavité ectoplacentaire*, et par suite se trouve justifiée l'expression de *lame supérieure ou externe de la cavité ectoplacentaire*, expression employée dans les pages précédentes, mais que nous n'avions pas jusqu'ici expliquée. Son explication est donnée par comparaison avec les parties homologues de l'œuf des rongeurs à inversion blastodermique.

En effet, si le lecteur veut bien se reporter aux figures que nous avons données de la formation de l'amnios chez le Campagnol (*Placenta des Rongeurs*, p. 232 et suiv., fig. LI, LII) ou chez le type rat-souris (*Ibid.*, p. 237 et suiv., fig. LIV, LV), il constatera que nous avons vu chez ces rongeurs la production de l'amnios s'accompagner de celle d'une cavité surajoutée; cette cavité, à laquelle Selenka a donné le nom de faux amnios, nous l'avons nommée *cavité de l'ectoplacenta*, en raison de ses rapports intimes avec la formation du placenta. Un coup d'œil sur les schémas que nous venons d'indiquer rendra évidente l'homologie de ces parties chez les rongeurs et chez le Murin, quoique tous les détails ne soient pas identiquement semblables, surtout quant aux rapports chronologiques des processus. Mais nous nous proposons de faire une étude spéciale de ces divers rapprochements possibles entre l'inversion chez les rongeurs, et la formation de l'amnios chez les chéiroptères, et nous n'y insisterons pas davantage pour le moment.

Mais après avoir vu ce que devenaient ultérieurement les parties *a b c* des figures 121, 122, 128, 132, il nous faut revenir sur ces dispositions, telles qu'elles se présentent actuellement sur les pièces *r* et *s*, et notamment insister sur cette lame plasmodiale que nous appelons lame externe ou supérieure de la cavité ectoplacentaire. Cette lame a été vue par d'autres auteurs; mais l'interprétation n'en a pas été donnée, je ne dis pas au point de vue de ses homologies avec le placenta des rongeurs, mais même simplement quant à sa constitution, sa nature vraie, son origine aux dépens des formations fœtales.

Avant de citer et d'expliquer les deux courts passages où Frommel et Van Beneden font allusion à cette lame, qu'il nous soit permis de dire d'abord quel rôle troublant elle a joué vis-à-vis de nous-même, avant que nous eussions complètement élucidé sa nature et sa signification. Toutes les pièces ne présentent pas des parties aussi parfaitement conservées que celles qui nous ont donné les figures

102, 121, 122, 128, 132; il y a parfois des dislocations et divers accidents qui ne permettent pas de bien voir la continuité et par suite les connexions originelles des parties. Dans ces conditions, nous nous sommes trouvé à plusieurs reprises (pour les pièces *n*, *o* et *p*) en présence de la région centrale de la voûte de la cavité utérine (la région *x* sur la fig. 111), région dénudée de son épithélium, non encore recouverte par l'ectoderme fœtal, et sur laquelle cependant nous apercevions une couche ou des îlots de plasmode. J'avoue qu'en présence de ce plasmode, non doublé d'une couche de cytoblaste, et sans connexion (vu les défectuosités de la pièce) avec l'ectoderme fœtal, je me trouvais dans un cruel embarras. Du plasmode ectoplacentaire aurait donc apparu ici, en dehors de la présence de l'ectoderme de l'œuf! Mais alors ce plasmode ne pouvait être que d'origine utérine; mais alors tous les plasmodes placentaires devaient être de même origine utérine! Tout était à revoir et à refaire dans mes longues études sur l'ectoplacenta. Heureusement, des pièces parfaites comme continuité des parties m'ont bientôt permis de comprendre même les pièces imparfaites et d'arriver aux explications et interprétations précédemment données. Il n'en est pas moins vrai qu'un observateur qui n'a même pas idée de l'origine ectodermique du plasmode, qui croit déjà à son origine utérine, doit être singulièrement confirmé dans cette opinion, en voyant du plasmode apparaître ainsi sur la voûte de la cavité utérine, là où l'ectoderme des vrais replis amniotiques n'est pas encore arrivé, et alors qu'il voit les sommets de ces replis marcher à la rencontre l'un de l'autre (fig. 132) en restant indépendants, séparés, de la lame plasmodiale sus-jacente.

Évidemment Van Beneden, à l'époque de sa première manière de voir (qu'il a abandonnée depuis), a dû être singulièrement impressionné et fortifié dans cette manière de voir en se trouvant en présence de ce plasmode qu'il décrit laconiquement, mais d'une manière suffisante pour le caractériser : « Déjà au stade didermique du blastocyste, le tissu conjonctif de la muqueuse commence à prendre des caractères très particuliers, au contact de l'épiblaste *et aussi à la voûte dénudée de la cavité utérine* : on voit de nombreux noyaux de tissu conjonctif se multiplier et d'autres acquérir des dimensions exceptionnelles[1]. »

1. *Op. cit.*, Bullet. Acad. roy. de Belgique, XV, n° 2, 1888. (Voir la page 9 du tirage à part.)

Quant à Frommel, son interprétation est autre. Dans sa planche V, fig. 12, c'est-à-dire dans ce qu'il appelle le stade V (correspondant très approximativement à notre fig. 111, pièce *p*.), il figure avec une admirable exactitude les dispositions que nous donnons, pour la pièce *s*, dans nos figures 128 et 132 : replis amniotiques proprement dits, bien distincts de la lame plasmodiale sus-jacente, tout y est, dans ses rapports et son aspect exact. Mais quand on passe à l'explication de la planche, on y lit que la lame en question (*a* sur notre fig. 132) est une *couche d'épithélium utérin* présente sur la partie de muqueuse utérine que ne recouvrent pas encore les plis amniotiques. Et dans son texte, non à la description de la planche en question, mais dans l'étude d'ensemble qui termine le mémoire, nous lisons (p. 27-28) : « L'épithélium utérin disparaît dans toutes les régions où l'ectoderme s'applique d'une manière intime à la surface utérine, excepté cependant dans la région relativement étroite où plus tard, lors de l'apparition de l'ébauche embryonnaire, l'ectoderme se sépare de la muqueuse. »

Embryon. — L'étude de cet embryon pourra être faite assez brièvement, car elle consistera à montrer comment les parties déjà apparues sur la pièce précédente (fig. 116-118) sont maintenant un peu plus accentuées.

Comme pour l'embryon précédent (pièce *q*, fig. 116), nous avons d'abord une coupe médiane longitudinale (fig. 121) à un grossissement de 45 à 50 fois. Seulement la coupe, vu les légères inflexions latérales de l'embryon, n'a pu, sur toute son étendue, passer toujours par la ligne médiane. Ainsi dans la partie moyenne de la figure, la coupe a passé par les trois premières prévertèbres (1, 2, 3), c'est-à-dire en dehors de l'axe ; à l'extrémité antérieure, la coupe a bien passé par l'axe médian ; mais à l'extrémité postérieure, nous sommes de nouveau en dehors de l'axe, et même en dehors de l'aire du trou mésodermique ano-génital, puisque nous trouvons ici du mésoderme (en 4, fig. 121). Nous allons étudier ces extrémités antérieure et postérieure de l'embryon sur des figures à un grossissement de 300 fois et en tout comparables aux figures 117 et 118.

Sur l'*extrémité céphalique* (fig. 123), nous retrouvons, en 1, le capuchon céphalique, c'est-à-dire le cul-de-sac de l'intestin antérieur, plus accentué, plus profond que précédemment ; puis, en *p*, la cavité du cœlome péricardique ; puis enfin, en dehors de l'embryon, en *pe*, le mésoderme extra-embryonnaire avec son cœlome

externe. Mais, détail nouveau et différent de ce qui a été vu sur la figure 117, il n'y a plus (en 2, fig. 123) ce que nous avons appelé précédemment la lame mésodermique proamniotique. Il y a eu rupture, atrophie, résorption de cette lame, et ainsi s'est formée une petite aire dans l'étendue de laquelle il n'y a pas de mésoderme interposé à l'ectoderme et à l'endoderme. Nous pouvons donc parler ici d'un *trou mésodermique proamniotique*, puisque c'est par l'extension et la dilatation de cette aire, secondairement devenue didermique, que se produira la singulière formation connue, depuis les travaux de Van Beneden, sous le nom de *proamnios*.

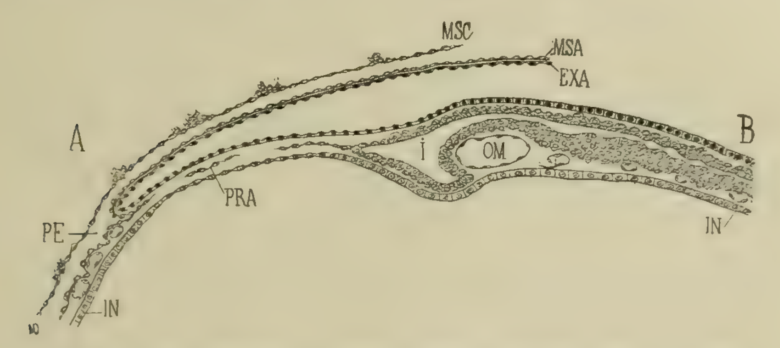


Fig. XXIX. — Région antérieure de la pièce *s*; coupe longitudinale passant en dehors de l'axe médian. Grossissement d'environ 100 fois; figure légèrement schématique (les éléments ectodermiques sont représentés avec des noyaux noirs). — PRA, région proamniotique du mésoderme; — I, cœlome interne; — PE, cœlome externe; — IN, endoderme; — EXA, ectoderme amniotique; — MSA, mésoderme amniotique; — MSC, mésoderme chorial.

Il est singulier que le mésoderme ait d'abord existé dans cette aire, puis qu'il y ait disparu; mais le fait est incontestable. Quant à son mode de disparition, par une sorte de diérèse et de résorption, il est facile à constater également. En effet, sur la pièce suivante (pièce *s*), en passant en revue les coupes (également longitudinales), nous trouvons, au niveau des coupes axiales médianes, le trou mésodermique proamniotique; puis, en examinant les coupes de plus en plus latérales, nous arrivons sur les limites latérales de ce trou. Alors nous retrouvons le mésoderme, mais sous forme de fragments, de lambeaux discontinus. C'est ce que représente la figure XXIX ci-contre. C'est une coupe longitudinale passant en dehors du corps de l'embryon, au niveau du tronc d'une veine omphalo-mésentérique (OM); en A est le côté de l'extrémité céphalique, en B le côté caudal de la coupe. Or, étendue du cœlome interne (I), au

cœlome externe (PE), nous trouvons un tractus de mésoderme sous forme de traînées cellulaires interrompues (PRA); plus en dedans, plus vers l'axe, il n'y avait pas de mésoderme à ce niveau, avons-nous déjà dit (trou mésodermique proamniotique); plus en dehors, plus loin de l'axe, on retrouve un tractus complet, ininterrompu de mésoderme; avec la figure XXIX nous sommes donc bien sur le bord du trou mésodermique proamniotique, sur son bord en train de se déchirer, pour s'agrandir, et donner lieu à la formation du proamnios, comme nous le verrons plus loin. Il est en effet bien entendu que nous reviendrons sur ces formations dans une étude d'ensemble, et que nous compléterons par des schémas les descriptions actuellement faites au fur et à mesure de l'examen de chaque pièce.

L'extrémité céphalique (fig. 123) nous présente encore un dernier détail à étudier. C'est l'apparition (en C) de quelques cellules interposées à l'endoderme et à la paroi correspondante du cœlome péricardique (*p*). Ces cellules sont les premiers rudiments du cœur, c'est-à-dire de l'endothélium qui constitue primitivement à lui seul le tube cardiaque. Elles proviennent de la partie correspondante de l'endoderme, comme les îlots sanguins proviennent, nous l'avons vu (fig. 107-109), de l'endoderme extra-embryonnaire (aire vasculaire). Nous reviendrons ailleurs sur ces questions; contentons-nous de remarquer en passant que les îlots vasculaires, qui se détachent de l'endoderme dans l'aire vasculaire (c'est-à-dire dans une région extra-embryonnaire), forment des amas dont les cellules se différencieront, les périphériques en endothélium vasculaire, les centrales en globules du sang, tandis que les éléments vasculaires qui se détachent de l'endoderme, dans la région du cœlome péricardique (ou en général dans toute autre région du corps même de l'embryon), ne représentent que de futures cellules endothéliales des vaisseaux, sans globules du sang.

Pour l'*extrémité caudale* de l'embryon, la figure 124 représente non l'extrémité droite (en 4) de la figure 121, mais cette même région, prise sur une autre coupe, qui cette fois passe exactement par la ligne médiane, axiale. Aussi, retrouvons-nous ici (en A, fig. 124) l'aire ano-génitale, le trou mésodermique ano-génital ou cloacal, c'est-à-dire l'aire où ectoderme et endoderme sont directement accolés, sans interposition de mésoderme, comme déjà sur la figure 118. Immédiatement en arrière de ce point A, on voit déjà

indiquée, en B, par un épaississement et une légère dépression de l'endoderme, l'invagination endodermique qui pénétrera plus tard dans le gros bourgeon mésodermique de l'allantoïde (Al.). — La partie de cette figure située à gauche de la région A répond à la ligne primitive de l'embryon. Il faut seulement signaler que, au-dessus de l'aire ano-génitale, ce tissu de la ligne primitive, où la distinction n'est pas nette entre l'ectoderme et le mésoderme, commence à se soulever en une saillie (Q) qui surplombe légèrement au-dessus de la région anale. Cette saillie, à peine indiquée sur la figure 118, mais bien accentuée ici, et qui s'accentuera de plus en plus (voir fig. 128), est le premier rudiment de la queue.

VII. — La septième pièce (pièce *s*) est d'un Murin recueilli dans le Midi de la France, le 25 avril. Débitée en coupes longitudinales (parallèlement à l'axe des cornes utérines), cette pièce nous a montré que le corps jaune est dans l'ovaire gauche, et que l'embryon est orienté de manière à avoir la tête dirigée vers le côté droit de la mère (vers l'ovaire droit). De cette pièce, nous avons déjà examiné la figure 129, pour l'étude de la constitution de l'ectoplacenta. Nous allons étudier l'ensemble de l'œuf et l'embryon avec les figures 126, 127 et 128. (La figure 132, qui est aussi de cette pièce, ayant été analysée par avance, à propos de l'occlusion de l'amnios, lors de la description de la fig. 121, pièce *r*.)

La figure 126 représente l'ensemble de l'utérus, au grossissement de 9 fois. Il n'y a pas lieu d'en donner une description, car nous ne pourrions que répéter ce que nous avons dit pour la figure 119. Ces figures d'ensemble sont cependant nécessaires pour permettre au lecteur de saisir au premier coup d'œil les transformations graduelles; mais il n'y a lieu à des détails descriptifs que lorsque apparaissent de nouvelles parties, et non pour les modifications graduelles des parties préexistantes. Ainsi pour cette figure 126, nous devons seulement faire remarquer que l'embryon occupe une plus grande étendue de l'œuf (voir aussi fig. 127), et signaler la manière plus nette dont apparaissent quelques vaisseaux volumineux (en VA) qui traversent toute l'épaisseur des couches utérines et abordent l'ectoplacenta dans la région du trou ou ombilic amniotique. Ces vaisseaux sont des voies afférentes de la circulation maternelle dans le placenta. Nous verrons en effet, plus tard, que les principaux vaisseaux afférents abordent le placenta par sa région centrale, laquelle correspond au lieu d'occlusion de l'amnios.

La figure 127 représente, au grossissement de 21 fois, l'œuf dans son ensemble (embryon et tous ses annexes) supposé dégagé de ses connexions avec les parties maternelles. Comme détail nouveau, comparativement à la figure 120, il y a seulement à faire remarquer que le mésoderme et l'aire vasculaire descendent plus bas, c'est-à-dire jusqu'à la limite inférieure de l'ectoplacenta; de *b* à *b*, la paroi de l'œuf est simplement didermique.

Avec la figure 128, nous avons une coupe médiane longitudinale de l'embryon et de l'amnios.

Nous avons déjà, à propos de la pièce précédente, étudié l'*amnios* et en particulier la région de son occlusion (*a* et *c c*, fig. 128) et examiné ces parties à un fort grossissement, dans la figure 132. (*Étude de la cavité ectoplacentaire et de sa lame externe ou supérieure.*) Il ne nous reste plus qu'à attirer l'attention sur la région du *proamnios* : elle est marquée en 2. On voit là, au-dessous de la tête de l'embryon, une aire blastodermique qui n'est formée que d'ectoderme et d'endoderme, sans interposition de mésoderme. Cette aire didermique a maintenant une étendue considérable dans le sens longitudinal (axe de l'embryon) puisqu'elle va depuis le cœlome externe jusqu'au cœlome péricardique *p*; elle a aussi une étendue transversale considérable, puisqu'il faut arriver jusqu'en dehors des limites latérales de l'embryon (fig. XXIX ci-dessus dans le texte) pour retrouver, interposée entre les deux feuillets interne et externe, une lame ou plutôt les débris d'une lame mésodermique, débris qui marquent les bords d'accroissement du trou proamniotique mésodermique, par dièrèse ou déchirure du feuillet moyen.

Le corps de l'*embryon* est à tous égards si conforme à toutes les notions classiques, à toutes les figures connues de l'embryologie des mammifères et même des oiseaux, que cette partie de la figure 128 n'a pas besoin de description détaillée. Remarquons seulement qu'il devient de plus en plus difficile d'obtenir des coupes longitudinales qui soient axiales sur toute leur étendue, et qu'ici la portion moyenne de la coupe passe très en dehors de l'axe, c'est-à-dire que, au lieu d'intéresser le canal médullaire, elle porte sur une série de prévertèbres (voir, comme indication de repère, la ligne 128 sur la fig. 143, planche suivante). Nous ne décrirons pas l'extrémité céphalique de cet embryon; les lignes 136-141 qu'on y voit tracées sont des indications de repère pour les coupes transversales d'une autre pièce (fig. 136-141, pl. VI). Quant à l'extré-

mité caudale (fig. 128), elle ne demande pas plus de description : avec l'accroissement et la vascularisation du bourgeon mésodermique allantoïdien (A*l*), on remarquera que le cul-de-sac endodermique (B) de l'allantoïde est plus accentué que précédemment, mais que son endoderme forme encore un tout continu avec l'endoderme (A) de l'aire ano-génitale. Au niveau de la ligne 146 (repère pour la fig. 146 de la planche suivante), est la région de la ligne primitive, avec la saillie caudale.

VIII. — La huitième pièce (pièce *t*) est d'un Murin recueilli dans le Midi de la France (Avignon) le 3 mai. Débitée en coupes longitudinales, cette pièce nous a montré le corps jaune dans l'ovaire gauche et l'embryon orienté avec la tête vers l'ovaire droit. Les coupes d'ensemble de l'utérus et de l'œuf ne diffèrent pas de ce que nous venons de voir pour la pièce *s* (fig. 126, 127, 128); le corps de l'embryon nous arrêtera seulement un instant, et encore n'examinerons-nous que les extrémités céphalique et caudale.

Sur l'extrémité céphalique (fig. 130), nous remarquons l'étendue du proamnios et la longueur de l'intestin antérieur; la paroi antérieure de celui-ci nous présente à considérer la région qui sera la fossette buccale (au niveau de la ligne 152), région qui n'est formée que par l'endoderme et l'ectoderme accolés (membrane bucco-pharyngienne), puis la région du cœlome péricardique. Le tube cardiaque proprement dit n'est pas présent sur cette coupe; ce tube est alors une formation médiane, axiale, très peu large, et notre coupe passe un peu en dehors de cette formation; mais elle intéresse les vaisseaux qui aboutissent au tube cardiaque et qui en partent, savoir une veine omphalo-mésentérique (O M) et le premier arc aortique (AO).

Sur l'extrémité caudale nous noterons (fig. 131) le grand développement du cul-de-sac endodermique de l'allantoïde (B), dont l'endoderme se continue sans ligne de séparation avec celui de l'aire ano-génitale, et la saillie actuellement plus accentuée de la formation caudale (Q). Encore cette saillie caudale n'est-elle pas prise dans toute sa longueur par la coupe, parce que déjà l'extrémité postérieure de l'embryon commence à se tordre, à se dévier latéralement; c'est pourquoi ce qui reste de la ligne primitive est ici coupé obliquement, presque transversalement et non en long.

IX. — La neuvième pièce (pièce *u*) est, comme la pièce *s*, d'une récolte faite dans le Midi de la France, à Aigues-Mortes, le

25 avril. La pièce, débitée en coupes transversales, a montré le corps jaune à gauche, et l'embryon orienté de façon que sa tête est dirigée vers l'ovaire droit. Cette pièce a donné les figures 133 à 149.

La figure 133 est une vue d'ensemble, à un grossissement de 8 à 9 fois, de la corne utérine droite coupée transversalement dans sa partie moyenne, la plus renflée. Si le lecteur veut bien la comparer avec la figure 111 de la planche IV, nous pourrons presque nous dispenser de toute description. Il n'y a que peu d'augmentation dans le volume de l'utérus; et cependant le développement de l'embryon est bien plus avancé, ainsi que nous allons le voir. Nous constatons ici, comme sur la figure 126, la présence d'un gros vaisseau afférent (VA), qui vient aborder le placenta dans la région de l'ombilic amniotique.

La figure 134 nous donne l'ensemble de l'œuf, au grossissement de 21 fois. En comparant avec la figure 112, on juge bien des progrès accomplis dans le développement, par l'occlusion de l'amnios, l'arrivée des lames médullaires presque au contact, la descente du mésoderme presque au niveau de la limite inférieure de l'ectoplacenta. De ces divers détails, celui relatif à l'occlusion de l'amnios nous arrêtera seul.

Les détails de cette occlusion sont repris au grossissement de 400 fois, dans la figure 135. Après l'étude que nous avons faite précédemment (description de la pièce *r*) des processus qui président à cette occlusion (figures 121, 122, 123, et 132) et de la disposition des parties qui y prennent part, notre description pourra être très brève. Nous retrouvons ici, comme sur la figure 132, la lame supérieure ou interne de la cavité ectoplacentaire (en *a*) et au-dessous d'elle le sommet des deux plis amniotiques proprement dits (en *c*, *c*); seulement ces deux sommets se sont rejoints et soudés. Ainsi se trouve délimitée entre les lames *a* et *c* une étroite cavité (EP); c'est la *cavité de l'ectoplacenta*, ainsi nommée, avons-nous dit, par homologie avec la formation semblable que nous avons trouvée chez certains rongeurs à inversion blastodermique, par exemple le Campagnol, la Souris et le Rat. Nous venons donc d'assister aux processus que nous avons annoncés par avance, en faisant l'étude des pièces *r* et *s*, pour montrer ce que signifiaient les dispositions constatées sur les figures 122 et 132.

Les figures 136 à 146 nous permettront de prendre rapidement

une idée de la constitution du corps de l'embryon et de certaines de ses annexes, par exemple le proamnios. Le proamnios, conformément aux études de Van Beneden sur le lapin, est cette portion de l'enveloppe amniotique qui répond à la face antérieure (inférieure sur les figures) et à une partie des faces latérales de l'extrémité céphalique de l'embryon, et qui est caractérisée en ce qu'elle est formée de l'ectoderme et de l'endoderme, sans interposition de mésoderme. On voit ce proamnios s'étendant de *pa* à *pa* sur les figures 136, 137, 138 et 139, et il est facile d'y constater en effet que, tandis que la moitié supérieure de l'enveloppe amniotique est formée par le mésoderme (*ma*) doublant l'ectoderme, la moitié inférieure (proamniotique) est formée également de l'ectoderme, mais doublé par l'endoderme (*in*); on voit de plus que les vaisseaux, disposés entre l'endoderme et sa splanchnopleure, s'arrêtent brusquement à l'endroit où commence le proamnios. Ce sont là, à tous égards, les caractères assignés par Van Beneden à la formation proamniotique. Avec la figure 140 disparaît le proamnios; c'est qu'alors en effet nous sommes arrivés dans la région de la cavité pleuro-péritonéale dite cœlome péricardique (voir les figures 128 et 130).

Si maintenant, pour nous rendre compte de l'état de l'embryon, nous passons en revue les figures 136 à 146, nous trouvons les particularités suivantes :

La figure 136 est une coupe qui a passé par la partie la plus saillante de l'extrémité céphalique, au niveau de la courbure de la gouttière nerveuse cérébrale, de sorte que, comme le fait voir la ligne 136 de la figure 128, elle a intéressé deux fois cette gouttière, en haut et en bas (en 1 et 2).

La figure 137 passe par l'intestin antérieur ou pharynx (*Ph*) et cependant entame encore la gouttière nerveuse cérébrale dans sa partie réfléchie, tant est fort le recourbement de ces parties céphaliques; cette portion réfléchie de la gouttière nerveuse cérébrale est si peu excavée, qu'elle mérite seulement le nom de lame ou plaque cérébrale. On comprendra ces dispositions en se reportant sur la figure 128 aux parties par lesquelles passe la ligne 137.

La figure 138 ne nous donne plus que l'extrémité terminale des lames ou plaque cérébrale (voir la ligne 138 sur la figure 128).

La figure 139 passe par la fosse buccale (FB) et la membrane bucco-pharyngienne : sur les côtés, dans la paroi antérieure du

pharynx, apparaît déjà la paroi mésodermique du cœlome péricardique. La ligne 129 sur la figure 128 marque le niveau de la présente coupe.

Les figures 140 et 141 passent, comme parties nouvelles, au niveau du tube cardiaque (*c*); ces figures sont si semblables, à presque tous les égards, à celles qui sont classiquement connues pour le poulet et pour divers mammifères, que nous jugeons inutile de les décrire; voir du reste, pour faciliter leur intelligence, les lignes 140 et 141 de la figure 128. Nous avons dû donner cependant ces figures parce que, grâce à certains de leurs détails, nous pourrons présenter plus loin des considérations comparatives sur le développement du cœur chez les oiseaux et chez les mammifères.

La figure 142 passe en arrière de l'entrée de l'intestin antérieur; elle n'intéresse donc plus le cœur, mais seulement les veines omphalo-mésentériques, et présente notamment la veine omphalo-mésentérique gauche (en VOM) (celle de droite est sur la figure 141).

La série de figures (136 à 142), que nous venons d'examiner, sont des coupes passant par des niveaux peu distants, comme on peut en juger par les lignes correspondantes de la figure 128 (pl. V) et comme on en jugera avec bien plus de précision si nous disons qu'il y a seulement en moyenne de 5 à 6 coupes entre chacune de celles ici représentées, excepté toutefois entre les figures 139 et 140, puis entre 140 et 141, où se trouve chaque fois un intervalle rempli par 10 coupes. Au contraire les figures qu'il nous reste à examiner (fig. 143, 144, 145, 146) sont des coupes relativement distantes les unes des autres (20 coupes de 142 à 143; — 26 de 143 à 144; — 40 de 144 à 145; — et enfin 17 coupes de 145 à 146); c'est qu'en effet il s'agit ici de l'étude du corps et non de la région céphalique, et qu'ici les changements de constitution des parties sont moins rapides et moins complexes.

La figure 143 (voir la ligne 143 sur la figure 128, pl. V) est une coupe au niveau de la région moyenne des prévertèbres. Nous n'avons rien de particulier à signaler à propos du corps même de l'embryon, sur cette coupe, qui s'explique d'elle-même par le fait qu'elle fait transition des précédentes vers les suivantes. Mais, relativement aux annexes de l'embryon, nous devons faire remarquer que cette coupe passe précisément par la région où se fait l'occlusion de l'amnios et où se réalisent des dispositions sur lesquelles nous avons donné quelques rapides indications d'une part

à propos de la pièce *s* (figures 128 et 132, pl. V), et d'autre part tout au début de l'étude de la présente pièce *u*. Nous attirerons de nouveau l'attention sur ce fait qu'il s'agit ici de la rencontre et de la soudure des plis amniotiques proprement dits (A*m*, fig. 132) et de l'occlusion de la cavité de l'ectoplacenta.

Ces parties, qui occupent la région EP de la figure 143, se trouvent reproduites à un grossissement de 400 fois dans la figure 135. On voit que maintenant il existe bien à ce niveau une cavité ; très réduite il est vrai, et qui mérite le nom de *cavité ectoplacentaire*, que nous lui avons donné par avance, en décrivant la figure 132. Cette cavité est limitée par une lame supérieure ou externe (en *a*) qui est une couche plasmodiale à noyaux géants, et par une lame inférieure qui est formée par le feuillet externe des plis amniotiques proprement dits. Seulement, et c'est en ceci que la figure 145 diffère de la figure 132, ces deux plis (A*m*, A*m*, fig. 132) sont ici arrivés au contact et se sont soudés. La coupe passe précisément par le cordon d'éléments ectodermiques (entre EP et C,C) qui forme cette soudure. De chaque côté de ce cordon, de cet ombilic amniotique occlus, le repli mésodermique amnio-chorial (*m c* et *m a*) se présente, prêt à effectuer la section de ce cordon, et à se souder d'un côté à l'autre, de manière à séparer définitivement l'ectoderme amniotique de la formation ectoplacentaire. Nous verrons ces dernières dispositions se réaliser dans la figure 171, c'est-à-dire sur une pièce suivante. Pour les autres détails de la figure 135, voir l'explication des planches et comparer avec la figure 132.

Reprenant la série des coupes d'ensemble de l'embryon de la pièce *u*, nous arrivons à la figure 144 ; elle est de 26 coupes plus en arrière que la figure 143 ; elle répond à la région des prévertèbres les plus postérieures (plus en arrière, fig. 145, la masse prévertébrale n'est pas encore divisée en segments). Nous remarquons, sur cette coupe, une indication très nette de la corde dorsale, qui apparaît ici se formant par une gouttière de l'endoderme (CH). Nous reviendrons dans un paragraphe spécial sur cette formation.

Enfin les figures 145 et 146 nous amènent de plus en plus vers l'extrémité postérieure du corps de l'embryon. La gouttière médullaire, largement ouverte dans la figure 146, est étalée à l'état de plaques médullaires dans la figure 147 ; la corde dorsale (CH) est distincte dans la figure 146, tandis que dans la figure 147 elle est confondue avec la masse de cellules qui relient, sur la ligne mé-

diane, l'ectoderme à l'endoderme, et qui réalisent les dispositions que nous considérons comme caractéristiques de la ligne primitive. En effet nous sommes ici, avec cette figure 147, vers l'origine de la région caudale de l'embryon, région où, comme chez le poulet, les lames médullaires encadrent la partie antérieure de la ligne primitive (voir notre *Atlas d'embryologie*, pl. IV, fig. 72, et pl. XIV, fig. 221, 222, 223).

Nous avons ainsi terminé l'étude générale de la pièce *u*, à laquelle appartiennent cependant encore les figures 147, 143 et 149; mais celles-ci sont relatives à la formation placentaire, et les détails qu'elles présentent seront mieux à leur place dans un chapitre ultérieur où sera poursuivie l'évolution de l'ectoplacenta et de ses vaisseaux.

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche I [1].

Fig. 1. — (Pièce A.) Utérus de Murin dit à l'état vierge; coupe longitudinale. — Grossissement de 9 fois. — M, col de l'utérus; — C, C, cornes; — O, ovaires.

Fig. 2. — (Pièce B.) Coupe transversale d'une corne utérine d'un autre Murin pareillement dit à l'état vierge. — Grossissement de 26 fois. — G, glande utérine en coupe transversale; — G', glande coupée en long, de manière à voir à la fois son embouchure et son extrémité profonde.

Fig. 3. — (Pièce B.) Coupes de l'oviducte sur la même pièce. — Grossissement de 26 fois; — en *a*, la portion large; — en *b*, la portion étroite de l'oviducte.

Fig. 4. — (Pièce C.) Utérus d'une femelle en maturité sexuelle, mais ne contenant pas d'œuf fécondé. — Grossissement de 9 fois.

Fig. 5. — (Pièce D.) Coupe transversale de la corne droite d'une autre femelle semblablement en maturité sexuelle et sans ovule fécondé. — Grossissement de 26 fois. — Voir l'hypertrophie de la muqueuse et de ses glandes, comparativement avec la figure 2.

Fig. 6. — (Pièce G.) Utérus (coupe longitudinale) dans la corne droite duquel était l'ovule représenté dans la figure 9. — Grossissement de 9 fois. — CL, corps jaune dans l'ovaire droit.

1. On sera frappé, au premier coup d'œil jeté sur cette planche, par la présence de traits allant d'une figure à une autre figure, parfois placée assez loin, et on verra de suite que ces traits sont destinés à montrer les rapports d'une figure avec une autre, c'est-à-dire à indiquer que telle figure représente, à un fort grossissement, une portion d'une autre figure : cette dernière était une vue d'ensemble, l'autre est un examen de détails locaux. — Sans doute ces lignes, qui balafrent pour ainsi dire la planche, ne sont pas d'un aspect bien agréable à l'œil; elles nuisent à la beauté de la planche; mais elles sont singulièrement précieuses comme sources de clarté; elles épargneront la peine de recourir sans cesse à l'explication de la planche; elles permettront de *lire* cette planche. Pensant que la clarté, le caractère démonstratif des figures est la première chose à rechercher, et qu'on peut sans regret sacrifier dans ce but la beauté des planches, nous avons essayé cette innovation, que nous continuerons sur les planches suivantes.

Fig. 7. — (Pièce H.) Coupe transversale de la corne droite d'un utérus dont l'oviducte droit renfermait un ovule en segmentation (utérus de la figure 10), pour montrer l'hypertrophie de cette corne, et le développement de ses glandes. — Grossissement de 26 fois. — Comparer avec la figure 5. — M, M, mésomètre.

Fig. 8. — (Pièce H.) Coupes de l'oviducte droit, en A portion étroite, en B portion large, de la pièce représentée dans la figure 10, pour montrer l'hypertrophie de ces parties par comparaison avec une femelle vierge (fig. 3). — Grossissement de 26 fois. — La portion A contient une des coupes de l'œuf, dont la reconstruction a donné la figure 11.

Fig. 9. — (Pièce G.) Reconstitution de l'ovule qui est dans l'oviducte droit de la figure 6. — Grossissement de 400 fois. — Deux sphères ectodermiques et deux sphères endodermiques. (Voir la figure IV, dans le texte.)

Fig. 10. — (Pièce H.) Ovaire droit et oviducte correspondant; cet oviducte renferme, au commencement de sa portion étroite (voir fig. 8, A), un œuf en segmentation, qui, par reconstruction, a donné la figure 11. — Grossissement de 9 fois.

Fig. 11. — (Pièce H.) Ovule de l'oviducte de la figure 10, reconstitué. Grossissement de 400 fois. On voit que les deux cellules ectodermiques sont en voie de caryocinèse.

Fig. 12. — (Pièce I.) Œuf en segmentation, avec trois cellules ectodermiques dont l'une est presque déjà entièrement subdivisée en deux. — Grossissement de 400 fois.

Fig. 13. — (Pièce J.) Reconstitution de l'ovaire et de l'oviducte droits du Murin qui a donné l'œuf de la figure 14. — Grossissement de 9 fois.

Fig. 14. — (Pièce J.) L'œuf qui est dans l'oviducte de la figure 13.

Fig. 15. — (Pièce K.) Œuf en segmentation trouvé dans l'oviducte du Murin qui a servi pour type de reconstruction de l'ensemble de l'utérus (voir les figures I à III dans le texte).

Fig. 16. — (Pièce L.) Utérus de Murin présentant un corps jaune dans l'ovaire gauche, et un ovule dans l'oviducte correspondant, tout près de son embouchure dans l'utérus. La corne utérine droite est plus hypertrophiée que la gauche. — Grossissement de 9 fois.

Fig. 17. — (Pièce L.) L'ovule de la pièce précédente (fig. 16), en coupe, à un grossissement de 400 fois.

Fig. 18. — (Pièce M.) Œuf trouvé dans la partie interne de la corne droite d'un utérus qui présentait un corps jaune dans l'ovaire gauche.

Fig. 19. — (Pièce N.) Utérus renfermant un œuf (voir fig. 20) dans sa corne droite, avec corps jaune dans l'ovaire droit. — Grossissement de 9 fois.

Fig. 20. — (Pièce N.) L'œuf de l'utérus de la figure 19 à un grossissement de 400 fois. Remarquer l'état avancé d'enveloppement de l'endoderme par l'ectoderme.

Fig. 21. — (Pièce O.) Deux coupes d'un œuf au même état de développement que le précédent (fig. 20), mais coupé très obliquement. — Pour l'interprétation, voir la figure IX dans le texte.

Fig. 22. — (Pièce S.) Coupe transversale de la corne utérine droite dans laquelle était l'œuf représenté dans la figure 33. — Grossissement de 26 fois. — Comparer avec la figure 7 pour voir les dispositions caractéristiques de la muqueuse et des glandes.

Fig. 23. — (Pièce T.) Coupe longitudinale (reconstruction) de l'utérus dont la corne droite renferme l'œuf représenté dans la figure 34. — Grossissement de 9 fois.

Fig. 24. — (Pièce P.) Coupe d'un œuf trouvé dans le tiers interne de la corne droite d'un utérus en tout semblable à celui de la figure 19 (mais le corps jaune était dans l'ovaire gauche). — Grossissement de 8 à 9 fois. — P, blastopore.

Fig. 25. — (Pièce Q.) Œuf trouvé dans une corne utérine droite, dans la situation que représente la figure 26. — Grossissement de 400 fois.

Fig. 26. — (Pièce Q.) L'œuf précédent dans ses rapports avec les parois utérines; portion d'une coupe longitudinale de la corne droite. — Grossissement de 100 fois. — S, paroi supérieure (antimésométrique); — I, paroi inférieure (mésométrique), remarquable par les grosses saillies villeuses disposées entre les embouchures des glandes (comparer avec la figure 28).

Fig. 27. — (Pièce Q.) L'épithélium de la paroi supérieure de la corne utérine de la figure précédente (fig. 26 en S) à un grossissement de 400 fois.

Fig. 28. — (Pièce R.) Coupe transversale d'une corne utérine droite au niveau de son tiers interne, où elle renferme l'œuf reproduit dans la figure 32. — Grossissement de 100 fois.

Fig. 29. — Coupe d'une des glandes de l'utérus de la figure précédente, à un grossissement de 400 fois.

Fig. 30. — L'épithélium des saillies villeuses inter-glandulaires de la figure 28, à un grossissement de 400 fois.

Fig. 31. — L'épithélium de la région supérieure de la cavité de la corne utérine de la fig. 28, à un grossissement de 400 fois.

Fig. 32. — L'œuf de la figure 28 à un grossissement de 400 fois.

Fig. 33. — (Pièce S.) L'œuf de la figure 22 et les parois utérines, à un grossissement de 400 fois. — Remarquer l'état de l'épithélium utérin, comparativement dans la partie supérieure (région placentaire) et dans la partie inférieure (coussin villeux).

Fig. 34. — (Pièce T.) L'œuf de la figure 23 et les parois utérines à un grossissement de 400 fois

PLANCHE II.

Fig. 35. — (Pièce U.) Coupe transversale d'une corne droite de Murin, contenant l'œuf de la figure 36. Grossissement de 12 fois : A, face antérieure de la corne; — M, mésomètre.

Fig. 36. — (Pièce U.) L'œuf de la figure 35 à un grossissement d'environ 72 fois : — *in*, endoderme (il ne s'étend pas encore sur l'hémisphère inférieur); — *ex*, ectoderme.

Fig. 37. — (Pièce U.) Constitution des deux feuillets blastodermiques primaires de l'œuf de la figure 36, dans le centre de l'hémisphère supérieur. Grossissement d'environ 400 : — *ex*, ectoderme; — *in*, endoderme (les éléments de l'endoderme sont en réalité un peu plus nombreux, plus stratifiés, que sur la figure).

Fig. 38. — (Pièce U.) Constitution de ces mêmes feuillets sur les parties latérales de l'hémisphère inférieur, au niveau du point où s'arrête l'endoderme. Grossissement de 400.

Fig. 39. — (Pièce V.) Coupe longitudinale d'une corne droite renfermant une vésicule blastodermique au premier stade de formation de la masse amniotique. Grossissement de 72 fois.

Fig. 40. — (Pièce V.) La masse amniotique de la figure précédente à un grossissement de 400 fois.

Fig. 41. — (Pièce X.) Coupe transverse d'une corne utérine renfermant une vésicule blastodermique dont la masse amniotique est déjà épaisse. Grossissement de 72 fois.

Fig. 42. — (Pièce X.) La masse amniotique de la figure précédente à un grossissement de 400 fois.

Fig. 43. — (Pièce Y [1].) Vue d'ensemble, après reconstruction d'un utérus renfermant une vésicule blastodermique didermique sur toute son étendue, avec une grosse masse amniotique prête à se creuser. Grossissement de 9 fois.

Fig. 44. — (Pièce Y.) L'œuf ou vésicule blastodermique de la figure précédente à un grossissement de 72 fois.

Fig. 45. — (Pièce Y.) La masse amniotique de la même pièce à un grossissement de 400 fois.

Fig. 46. — (Pièce Z.) Coupe transversale d'une corne utérine droite renfermant une vésicule blastodermique dont la masse amniotique commence à subir le travail de dislocation et de creusement. Grossissement de 72 fois.

Fig. 47. — (Pièce Z.) La masse amniotique pleine, mais en voie de creusement de la figure précédente, au grossissement de 400 fois.

1. La pièce W n'est pas représentée dans les planches, mais seulement par la figure XII, dans le texte.

Fig. 48. — (Pièce *a.*) Coupe transversale d'une corne utérine droite renfermant une vésicule blastodermique dont la masse amniotique est déjà creusée d'une cavité bien distincte. Grossissement de 72 fois.

Fig. 49, 50, 51. — (Pièce *a.*) Trois coupes de la masse amniotique de la figure précédente à un grossissement de 230 fois. (Voir le texte.)

Fig. 52. — (Pièce *b*). Cavité utérine (coupe transversale) et ensemble d'une vésicule blastodermique dont la masse amniotique se creuse et s'ouvre vers sa surface extérieure. Grossissement de 72 fois.

Fig. 53, 54, 55, 56, 57. — (Pièce *b.*) Coupes successives de la masse amniotique de la pièce précédente, à un grossissement de 230 fois (voir le texte).

Fig. 58. — (Pièce *c.*) Coupe longitudinale d'une corne utérine droite renfermant une vésicule blastodermique dont la masse amniotique est arrivée aux dernières phases de sa dislocation. Grossissement de 72 fois.

Fig. 59. — (Pièce *c.*) Les parois de la vésicule blastodermique de la figure précédente. (Région de l'hémisphère supérieur de la vésicule, immédiatement en dehors de la masse amniotique.) Grossissement de 500 fois environ.

Figs. 60 à 70. — (Pièce *c.*) Coupes successives de la masse amniotique de la figure 58, pour montrer tous les détails de sa dislocation. Grossissement de 210 à 230 fois.

Planche III.

Fig. 71. — (Pièce *d.*) Vésicule blastodermique (et parois correspondantes de la cavité utérine) présentant une fosse amniotique déjà bien développée. Grossissement de 72 fois.

Fig. 72. — (Pièce *d.*) Vue d'ensemble de la vésicule blastodermique de la figure précédente, et de la corne utérine qui la renferme. Coupe transversale. Grossissement de 12 fois.

Fig. 73 à 76. — (Pièce *d.*) Coupes successives de cette fosse amniotique à un grossissement de 210 à 230 fois.

Fig. 77. — (Pièce *e.*) Une autre fosse amniotique, ne présentant qu'un seul fragment ou débris ectodermique au-dessus de sa cavité. Coupe longitudinale (mais très oblique). Grossissement de 72 fois.

Fig. 78. — (Pièce *e.*) Constitution des feuillets blastodermiques et leurs rapports avec le tissu utérin, dans l'hémisphère supérieur de l'œuf, immédiatement en dehors de la fosse amniotique. Grossissement de 450 fois.

Fig. 79. — (Pièce *f*) Vue d'ensemble (après reconstruction) d'une coupe longitudinale de l'utérus de Murin dont la corne droite renfermait la vésicule blastodermique représentée dans la figure 80. Grossissement de 9 fois.

Fig. 80. — (Pièce *f.*) La vésicule blastodermique de la figure 79 à un grossissement de 72 fois; — *d*, région de la ligne primitive de l'embryon; — *c*, future région antérieure de l'embryon. — Pour les autres lettres, voir le texte.

Fig. 81. — (Coupe *g.*) Coupe longitudinale d'une corne utérine droite renfermant un œuf sur lequel commencent à bien se dessiner les plis amniotiques. Grossissement de 39 à 40 fois.

Fig. 82. — (Pièce *g.*) La fosse amniotique de la figure précédente à un grossissement de 210 fois; — *a*, région de la ligne primitive; — *b*, épaississement endodermique qui représente la première apparition du mésoderme; — *c*, endoderme de la région antérieure; — *xx*, ligne de repère pour la figure 35.

Fig. 83. — (Pièce *g.*) Premières poussées ectodermiques dans le terrain maternel, et premières modifications des capillaires maternels superficiels. Grossissement de 400 fois.

Fig. 84. — (Pièce *h.*) Coupe transversale d'une corne utérine droite renfermant un œuf dont presque tout l'hémisphère supérieur est occupé par la fosse amniotique. Grossissement de 35 à 40 fois. — On trouve encore, en *a*, une petite masse ectodermique, reste de la dislocation et de la résorption des couches supérieures de la masse amniotique primitive.

Fig. 85. — (Pièce *h.*) La fosse amniotique de la figure précédente à un grossissement de 160 à 200 fois. La coupe est transversale et porte sur la région de la ligne primitive (en 1), voir la ligne *xx* de la figure 82.

Fig. 86. — (Pièce *i.*) Coupe transversale d'une corne utérine droite renfermant l'œuf qui est représenté dans la figure 87. Grossissement de 12 fois.

Fig. 87. — (Pièce *i.*) L'œuf de la figure précédente au grossissement de 35 à 40 fois. Cette coupe transversale porte sur la région de la ligne primitive.

Fig. 88. — (Pièce *i.*) Modifications des capillaires maternels dans la région de fixation (hémisphère supérieur) de l'œuf. — Comparer avec la figure 83. — Grossissement de 400 fois.

Fig. 89. — (Pièce *j.*) État plus avancé (que dans la figure 88) des modifications des capillaires maternels et des poussées ectodermiques dans la région de fixation de l'œuf.

Fig. 90. — (Pièce *k.*) Détails de la fixation de l'ectoderme sur la muqueuse utérine.

Fig. 91. — (Pièce *l.*) Détails de la fixation de l'ectoderme sur la muqueuse utérine.

Fig. 92, 93, 94. — (Pièce *k.*) Trois coupes transversales d'une fosse amniotique (avec formation du mésoderme) d'un œuf un peu plus avancé que celui de la figure 87. — Grossissement de 90 à 100 fois. La figure 90 est de la région de la tête de la ligne primitive; la figure 93

est de la région antérieure, la figure 94 de la région postérieure de la ligne primitive; — en *a* et *b* premières indications des prolongements mésodermiques destinés l'un à l'amnios (*a*), l'autre à la vésicule ombilicale (*b*).

Fig. 95. — (Pièce *l.*) Coupe transversale d'un œuf présentant des plis amniotiques bien accentués, et un mésoderme bien développé, mais encore sans clivage pleuro-péritonéal. Grossissement de 35 à 40 fois.

Fig. 96. — (Pièce *l.*) Détails d'un pli amniotique de la figure précédente au grossissement de 400 fois; — *a*, sommet du pli amniotique; — *b*, extrémité de la lame interne du pli amniotique; — *mo*, *ma*, mésoderme de l'amnios et de la vésicule ombilicale.

Fig. 97. — (Pièce *l.*) Étude, à un grossissement d'environ 400 fois, de l'hémisphère inférieur de l'œuf et de la partie correspondante de la muqueuse utérine; — en A, portion moyenne de cet hémisphère inférieur; — en B, région de transition entre l'hémisphère inférieur et le supérieur; — en C, commencement de l'hémisphère supérieur; — *in*, endoderme; — *ex*, *ex*, ectoderme; — de *a* à *b* et *c* on suit les transformations de l'épithélium utérin.

Planche IV.

Fig. 98. — (Pièce *m.*) Ensemble de l'utérus et de ses annexes; coupe longitudinale; grossissement de 9 fois. — Les figures 99, 100 et 101 représentent divers détails de cette même pièce.

Fig. 99. — (Pièce *m.*) Dispositions de l'ectoderme de l'œuf et de la muqueuse utérine dans la région moyenne (point *a*, fig. 101) de l'anneau placentaire de la figure précédente; grossissement de 400 fois. — E, ectoderme de l'œuf; — 1,1, capillaires dits intraplasmodiaux; — 2,2, capillaires dits épiplasmodiaux; — 3, capillaires ordinaires, non modifiés, de la muqueuse; — 4, glandes de la muqueuse (dans la *couche compacte* de la muqueuse utérine).

Fig. 100. — (Pièce *m.*) Reproduction, à un grossissement de 100 fois, de la région embryonnaire de l'œuf de la figure 98; — *pp*, fente mésodermique, première apparition du cœlome; — *lp*, région de la ligne primitive. L'embryon est ici vu selon une coupe longitudinale, mais oblique, c'est-à-dire que si la région *lp* passe par l'axe de l'embryon, celui-ci a été coupé un peu en dehors de son axe à son extrémité postérieure (partie gauche de la figure) et à son extrémité antérieure (partie droite). — En A, extrémité céphalique, qui était, sur ce sujet contrairement à l'orientation la plus fréquente, tournée vers le côté gauche de la mère; — *bc*, partie de mésoderme encore adhérente à l'endoderme; — *ma*, *mo*, prolongements mésodermiques destinés à l'amnios et à la vésicule ombilicale.

Fig. 101. — (Pièce *m.*) Une autre coupe longitudinale du même embryon que la figure 100, mais passant entièrement en dehors de l'axe

médian antéro-postérieur. — *bc*, région où le mésoderme adhère encore à l'endoderme.

Fig. 102. — (Pièce *m.*) Le sommet du pli amniotique des figures précédentes, à un grossissement de 400 fois (comparer avec la figure 96, pl. III); — en *ab*, la lame supérieure ou externe de la cavité ectoplacentaire; — en *c*, ce qui deviendra le sommet du pli amniotique proprement dit; — *pp*, *d*, *e*, les diverses parties, de plus en plus simples (clivées, puis non clivées), du prolongement mésodermique destiné à l'amnios; en *pp*, clivage de ce mésoderme.

Fig. 103. — (Pièce *n.*) Coupe longitudinale, mais un peu oblique de la région postérieure d'un embryon un peu plus avancé que dans les figures précédentes. Région postérieure de l'ébauche embryonnaire : — *pp*, fente pleuro-péritonéale; — A*l*, bourgeon mésodermique allantoïdien; — *lp*, ligne primitive; — 1, lame mésodermique interne de l'amnios ; — 2, lame mésodermique de la vésicule ombilicale; — en *a*, la région à laquelle appartiennent les parties représentées dans la figure 110 ; — les lignes F et G sont des lignes de repère pour les coupes F et G de la figure 105.

Fig. 104. — (Pièce *o.*) Ensemble de l'œuf (coupe transversale de la corne utérine) qui a donné les figures 105 et 106; grossissement de 21 fois. — En *s,s*, place des îlots sanguins qui sont étudiés dans la figure 108; — *a*, région moyenne de l'ectoplacenta; — *b*, extrémité d'un repli amniotique ; — *c*, bord inférieur de l'ectoplacenta; — *m*, limite de l'extension du mésoderme extra-embryonnaire.

Fig. 105. — (Pièce *o.*) Série de coupes transversales en allant de la région antérieure à la région postérieure de l'embryon.

Coupe A. — *p,p*, cœlome intra-embryonnaire (cœlome ou cavité péricardique); — *ma*, lame mésodermique de l'amnios non encore clivée (sans cavité cœlomique).

Coupe B. — Mêmes parties que précédemment, plus en arrière.

Coupe C. — Remarquer l'absence de cœlome interne, et la présence du cœlome externe (en *pe*).

Coupe D. — Coupe au niveau de la tête de la ligne primitive, *pp*.

Coupe E. — Coupe au niveau de la partie moyenne de la ligne primitive : gouttière primitive, *lp*.

Coupe F. — Coupe au niveau de l'extrémité postérieure de la ligne primitive. (Voir la ligne F sur la figure 103.)

Coupe G. — Voir la ligne G sur la figure 103; — en *Al* le large bourgeon mésodermique de l'allantoïde.

Fig. 106. — Constitution de la région polaire inférieure de l'œuf de la figure 104 (pièce *o*); — grossissement de 360 fois; — *in*, endoderme; — *ex*, ectoderme.

Fig. 107. — (Pièce *n.*) La première apparition des îlots sanguins dans l'endoderme de la vésicule ombilicale de la figure 103; — grossissement

de 400 fois; — *ms*, le bord libre du mésoderme; — *pp*, fente pleuro-péritonéale; *in*, endoderme qui présente en *v* les transformations préludant à la production des îlots sanguins.

Fig. 108. — (Pièce *o*.) Production des îlots sanguins (*vv*) aux dépens de l'endoderme (voir les points *ss*, de la figure 104); grossissement de 400 fois; — 1, splanchnopleure; — 2, somatopleure; — 3, bourgeons placentaires de la somatopleure (villosités mésodermiques).

Fig. 109. — (Pièce *p*.) État des îlots sanguins sur la pièce de la figure 112. — *a*, cellule de l'endoderme en caryocinèse (voir le texte); — *b*, *c*, stades successifs de la formation des îlots sanguins.

Fig. 110. — (Pièce *n*.) État de la formation placentaire à la période de développement correspondant à la figure 103; — grossissement de 400 fois; — C, couche cytoblastique de l'ectoderme; — *p*, couche plasmodiale (plasmodiblaste de Van Beneden); — 1,1, capillaires intraplasmodiaux; — 2,2, capillaires épiplasmodiaux; — 3,3, capillaires normaux de la muqueuse utérine; — 4 et 5, couche compacte et couche claire de la muqueuse.

Fig. 111. — (Pièce *p*.) Coupe transversale de la corne utérine droite; — grossissement de 9 fois. — Comparer avec la figure 86 (pl. III). — En *a*, la région à laquelle appartiennent les parties représentées dans la figure 114; — en *x*, la partie centrale de la voûte de la cavité utérine, où viendra bientôt s'étendre la lame externe ou supérieure de la cavité ectoplacentaire.

Fig. 112. — (Pièce *p*.) L'œuf de la figure précédente repris à un grossissement de 21 fois. — En *s*, les îlots vasculaires étudiés dans la figure 109.

Fig. 113. — (Pièce *p*.) Étude de sept coupes de l'embryon de la pièce *p* (fig. 111, 112); — grossissement de 50 fois. — Comparer avec les coupes de la figure 105.

Coupe A. — Au niveau de l'extrémité antérieure de l'ébauche embryonnaire (voir la ligne AA, fig. 117); — *p*, cœlome péricardique.

Coupe B. — Au niveau de l'extrémité antérieure de la gouttière intestinale (voir la ligne BB, fig. 117).

Coupe C. — En G M, gouttière médullaire, avec les lames médullaires. La ligne *x* sert de repère pour expliquer la présence d'un peu de mésoderme sur l'extrémité droite de la figure 117 (pl. V).

Coupe D. — En *pe*, cœlome externe; *Ch*, corde dorsale (gouttière cordale).

Coupe E. — *lp*, ligne primitive.

Coupe F. — Partie moyenne de la ligne primitive (voir la ligne F sur la figure 118); — *Al*, parties latérales du large bourgeon allantoïdien.

Coupe G. — Extrémité postérieure de l'amnios (voir la ligne G, fig. 118); — *Am*, indique la section de la base du repli amniotique postérieur; — *Al*, allantoïde (bourgeon mésodermique).

Fig. 114. — (Pièce *p*.) L'ensemble des parois utérines et de l'ecto-

placenta de la figure 111 (région *a*) à un grossissement de 160 fois; — C, couche basale ou cytoblastique de l'ectoplacenta; — P, sa couche plasmodiale; — 1,1, capillaires intraplasmodiaux; — 2,2, capillaires épiplasmodiaux; — 4, couche claire, et 5, couche compacte (avec glandes) de la muqueuse utérine. — Tout le reste de la figure (partie gauche) représente la musculature de l'utérus.

Fig. 115. — (Pièce *p*.) Fragment de la couche claire de la muqueuse utérine, renfermant, à côté d'un capillaire épiplasmodial (en A), un capillaire doublé d'une enveloppe adventice de cellules conjonctives (B), capillaire qui représente un vaisseau afférent de la circulation maternelle; — grossissement de 400 fois.

Planche V.

Fig. 116. — (Pièce *q*.) Coupe longitudinale, axiale de l'embryon, grossissement de 45 fois; — *b*,*b*, extrémités des replis amniotiques antérieurs et postérieurs; — *pe*, cavité du cœlome externe commençant à se prolonger dans le mésoderme du repli amniotique antérieur; — *x*,*x*, région où la coupe passe un peu en dehors de l'axe de l'embryon.

Fig. 117. — (Pièce *q*.) La région céphalique de la figure précédente à un grossissement de 300 fois; — *pe*, cavité du cœlome externe; — en 1,1, première indication du capuchon céphalique de l'embryon, ou intestin antérieur; — 2, lame mésodermique proamniotique; — *p*, cœlome péricardique. — Les lignes AA et BB indiquent les niveaux des coupes A et B de la figure 113; — *ms*, mésoderme latéral (voir le texte et la ligne *x* sur la coupe C de la figure 113, pl. IV).

Fig. 118. — (Pièce *q*.) L'extrémité caudale de la figure 116 à un grossissement de 300 fois; — A*l*, allantoïde; — les lignes F et G sont pour repérer les coupes F et G de la figure 113, et passent précisément par la région dite *trou mésodermique ano-génital.*

Fig. 119. — (Pièce *r*.) Ensemble de l'utérus au grossissement de 9 fois; — en 1 et 2, lieux de continuité des parties non dilatées du canal utérin avec la partie largement dilatée par le développement de l'œuf; ces régions 1 et 2 marquent précisément la limite inférieure, le bord de l'ectoplacenta.

Fig. 120. — (Pièce *r*.) Ensemble de l'œuf; grossissement de 21 fois, — *a*,*a*, limites de l'extension du mésoderme; — *b*,*b*, limites de l'ectoplacenta; — de *b* à *b*, l'œuf est didermique.

Fig. 121. — (Pièce *r*.) L'embryon et l'amnios au grossissement de 45 à 50 fois; — en *a*, l'orifice amniotique non encore fermé; — en *b*, la lame supérieure ou externe de la cavité ectoplacentaire; — en *c*, la saillie du pli amniotique proprement dit; — 1, 2, 3, les premières prévertèbres; — 4, région latérale du trou mésodermique ano-génital (voir ce trou sur la figure 124).

Fig. 122. — (Pièce *r*.) La partie postérieure de l'orifice amniotique de la figure précédente au grossissement de 400 fois (comparer avec la figure 102) ; — en *a* et *b*, lame supérieure ou externe de la cavité ectoplacentaire ; en *a*, sa portion plasmodiale ; en *b*, sa portion encore à l'état de cytoblaste ; — *c*, saillie du pli amniotique proprement dit ; — *ma*, mésoderme amniotique.

Fig. 123. — L'extrémité céphalique de la figure 121, reprise à un grossissement de 300 fois. — Lettres et chiffres comme pour la figure 117, excepté que 2 indique, non la lame mésodermique proamniotique, mais le trou mésodermique proamniotique. — En C, première apparition des cellules endothéliales du cœur.

Fig. 124. — L'extrémité caudale de l'embryon de la pièce *r*, mais sur une coupe bien médiane, axiale (une autre coupe que celle de la figure 121) ; — A, aire ano-génitale (trou mésodermique ano-génital) ; — B, indication du cul-de-sac endodermique de l'allantoïde ; — Q, début de la saillie caudale.

Fig. 125. — (Pièce *r*.) Constitution de l'ectoplacenta chez le Murin, qui a donné les figures 119 à 124 ; — G, noyau géant des couches les plus externes du plasmode ; — AF, capillaire afférent ; — les autres chiffres comme dans la figure 114.

Fig. 126. — (Pièce *s*.) Vue d'ensemble d'une coupe longitudinale de l'utérus ; grossissement de 9 fois. (Comparer avec la figure 119.) — VA, vaisseaux afférents au placenta.

Fig. 127. — (Pièce *s*.) Ensemble de l'œuf de la figure précédente au grossissement de 21 fois. — Le mésoderme et l'aire vasculaire descendent plus bas (en *bb*) que sur la figure 120.

Fig. 128. — (Pièce *s*.) L'embryon et l'amnios repris à un grossissement de 45 à 50 fois ; — en *a*, la lame supérieure ou externe de la cavité ectoplacentaire ; — *c*,*c*, les replis amniotiques proprement dits (voir la figure 132) ; — en 2, le proamnios ; — les lignes 136-141 sont pour repérer les figures 136-141 de la planche VI, coupes transversales d'un autre embryon. — A,B, comme dans la figure 124.

Fig. 129. — (Pièce *s*.) Constitution de l'ectoplacenta chez le Murin qui a donné les figures 126, 127, 128 et 132 ; — 1,1, capillaires intraplasmodiaux profonds (ou internes) ; — *1a*, *1a*, capillaires intraplasmodiaux superficiels (ou externes) ; — 2, capillaires épiplasmodiaux ; — 3, capillaires normaux de la muqueuse utérine.

Fig. 130. — (Pièce *t*.) Extrémité céphalique de l'embryon au grossissement de 100 fois. — Les lignes 150-156 sont des repères pour les figures 150-156 de la planche suivante. — OM, veine omphalo-mésentérique (base du cœur) ; — AO, le premier arc aortique.

Fig. 131. — (Pièce *t*.) Extrémité caudale de l'embryon, au grossissement de 100 fois ; — Q, saillie caudale ; — A*l*, bourgeon mésodermique allantoïdien ; — B, le cul-de-sac endodermique de l'allantoïde.

Fig. 132. — (Pièce s.) La région *a*, *c*, *c* (trou amniotique) de la figure 128, reprise à un grossissement de 400 fois ; — *a*, lame supérieure ou externe de la cavité ectoplacentaire tout entière à l'état de plasmode, avec noyaux géants ; — *c*,*c*, les plis amniotiques proprement dits ; — *pe*, le cœlome largement ouvert du mésoderme du pli amniotique postérieur (il est moins accentué dans le pli amniotique antérieur; moitié gauche de la figure) ; — A*m*, l'ectoderme amniotique proprement dit, dont les cellules deviennent minces et plates (fusiformes sur la coupe).

TABLE DES MATIÈRES

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE I

CHAPITRE II

CHAPITRE III

CHAPITRE IV

Coulommiers. — Imp. Paul Brodard.

Fig 1
M
Fig 3
Fig 3
A
P
Fig 5
Fig 5
Fig 7
A
Fig 8
B
Fig 9
Fig 14
Fig 15
Fig 16
Fig 17
Fig 18
Fig 19
Fig 20
Fig 21
A
Fig 23
Fig 24
P
Fig 25
Fig 26
Fig 27
S
I
Fig 31
Fig 32
Fig 33

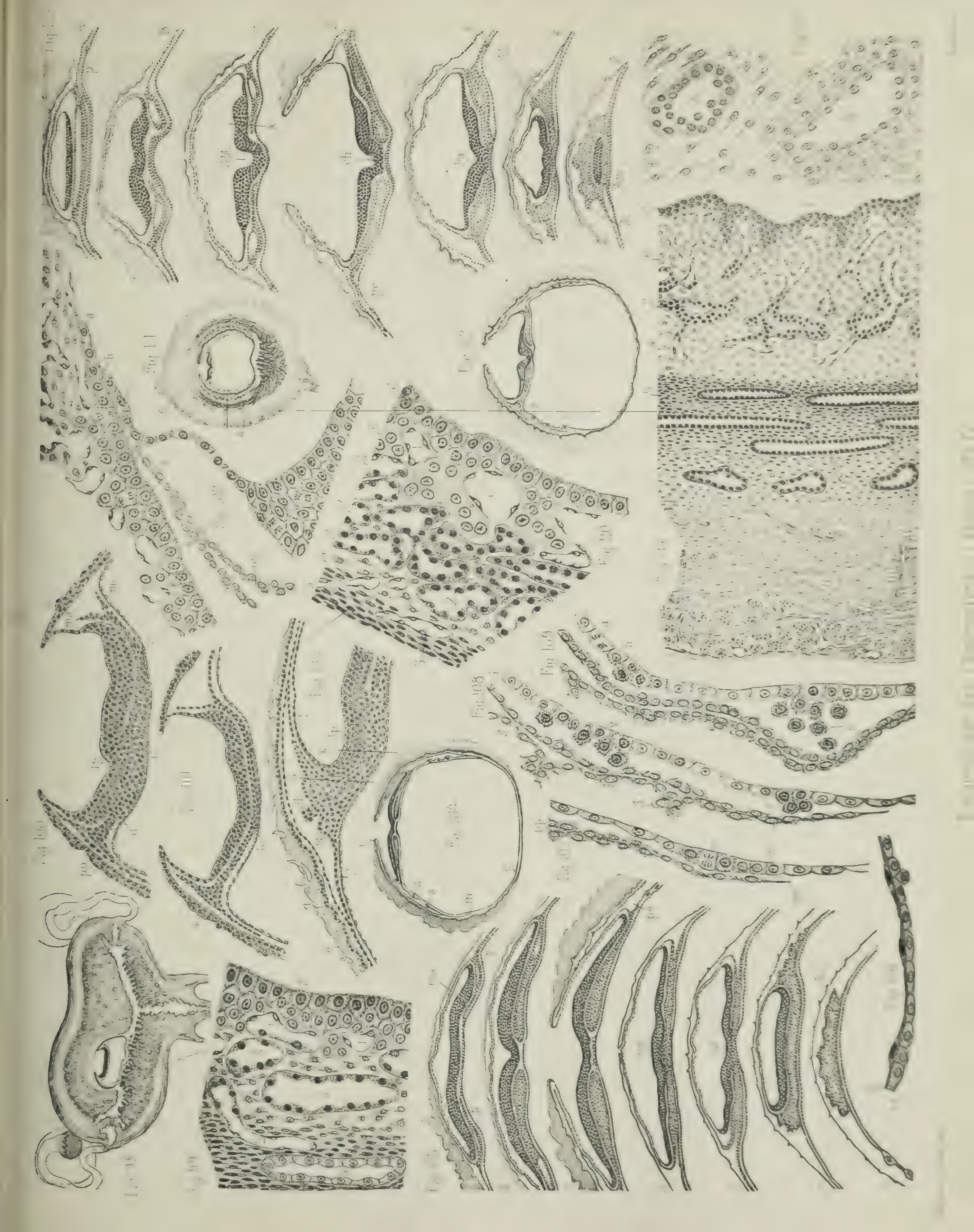
Embryologie des Cheiroptères (Murin) Pl. I

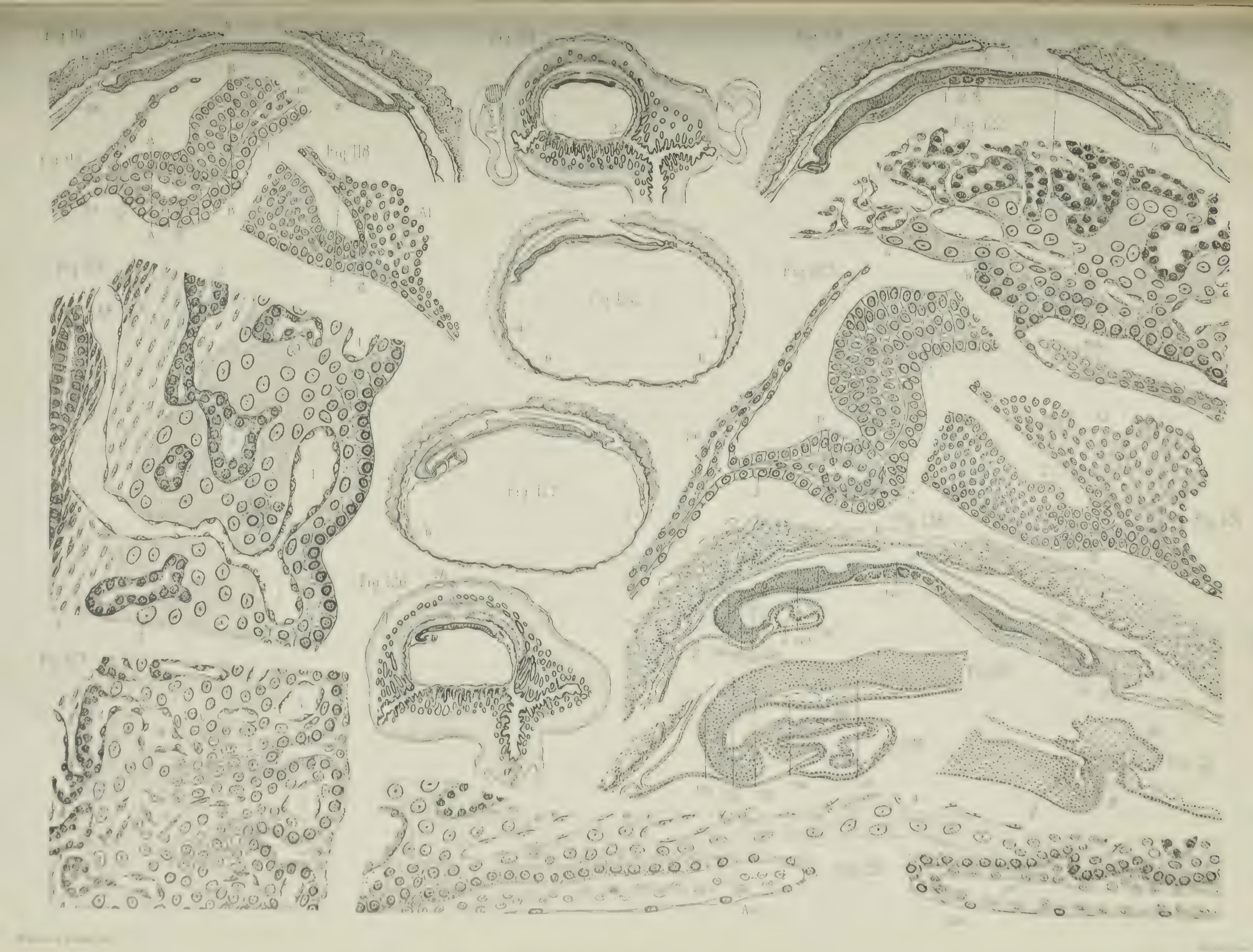
Embryologie des Cheiroptères (Murin) Pl II

Felix Alcan Editeur



Embryologie des Cheiroptères (Murin) Pl III





Embryologie des Cheiroptères (Murin) Pl




3 2044 107 340 762

